АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 57

4

АПРЕЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1972

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *П. А. Генкель*, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Л. В. Кудряшев*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *В. П. Савич*, *В. Б. Сочава*, *В. В. Суворов*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *И. В. Турбин*, *Ан. А. Федоров*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *P. A. Henckel*, *M. M. Hollerbach*, *L. V. Kudryashov*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *V. P. Savicz*, *V. B. Soczava*, *V. V. Suvorov*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *A. I. Tolmatchev*, *N. V. Turbin*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

УДК 581.47 : 582.4

Е. Н. Герасимова-Навашина

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ОБ ОБУСЛОВЛЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЗАРОДЫШЕЙ ПОКРЫТОСЕМЯННЫХ РАСТЕНИЙ [1]

С 1 рисунком и 4 таблицами рисунков

H.N. GERASSIMOVA-NAVASHINA. ON THE PROBLEM OF DEVELOPMENTAL DETERMINATION OF THE EMBRYO STRUCTURE IN ANGIOSPERMS

На основании проведенного эмбриологического анализа (виды *Crepis*) автор приходит к выводу, что гипотеза Вордлоу о зависимости возникновения двудольности зародыша покрытосемянных от действия двустороннего градиента, существующего в зародышевом мешке, весьма вероятна. Несмотря на то что яйцеклетка — зигота располагается в зародышевом мешке четырьмя различными способами, а именно в двух вариантах по отношению к каждой из двух плоскостей симметрии семяпочки, развивающийся зародыш ориентирован всегда однозначно, т. е. постоянно лежит своими обеими семядолями в ее единственной плоскости билатеральной симметрии.

Дорзивентрально-асимметричное и однодольное строение зародыша злаков обусловлено, очевидно, сильной асимметрией семяпочки и завязи в целом, структура и дальнейшее развитие которых после оплодотворения оказывают определяющее влияние на формирование зародыша.

Проблема возникновения двудольности покрытосемянных не привлекала к себе такого пристального внимания, как старая филогенетическая проблема происхождения однодольности; а вместе с тем вопрос о становлении двудольности вызывает в настоящее время серьезный интерес исследователей морфогенеза, так как выяснилось, что он заслуживает самого тщательного изучения и возможно, что решение его окажет влияние и поможет в разработке первой проблемы. Сейчас стало очевидным, что обе проблемы рационально решать сопряженно, с привлечением факторов индивидуального развития, что частично и делается в ряде работ (Яковлев, 1946; Мейер, 1960; Кудряшов и Савич, 1963; Солнцева и Яковлев, 1964; Кудряшов, 1964, 1965, 1966; Вальцева и Савич, 1965; Яковлев и Солнцева, 1965).

Уже свыше 15 лет тому назад Вордлоу (Wardlow, 1955) высказал предположение, что двусторонняя симметрия зародыша покрытосемянного, т. е. двудольность, может быть объяснена возникновением двустороннего градиента в зародышевом мешке покрытосемянных, что именно и обусловило переход от радиальной симметрии зародыша к билатеральной.

В более новых работах, посвященных вскрытию морфогенетических условий развития органов в клеточных культурах, Гальперин (Halperin, 1966) по существу отвергает точку зрения Вордлоу, приходя к выводу, что такая симметрия зародыша есть результат «чисто эндогенных» (вну-

[1] Доложено на кафедре высших растений Московского университета им. М. В. Ломоносова на совещаниях, посвященных памяти К. И. Мейера 5 мая 1967 и 1970 гг., и на семинарах Отдела эволюционной морфологии БИН АН СССР 6 июня 1969 г., и Отдела химической генетики Института химической физики АН СССР 19 августа 1970 г.

тренних) факторов, присущих организации самого зародыша; этим автором было обнаружено, что двудольного строения достигают также «зародыши», возникающие из мацерированных тканей моркови *Daucus carota* в искусственных культурах вне зародышевого мешка, которые в дальнейшем развиваются в нормальные проростки. Однако, по нашему мнению, это не значит, что «чисто эндогенный» фактор сам по себе способен отвечать за все явление двудольности в целом, т. е. прежде всего за происхождение двудольности и за геометрические отношения между двудольным зародышем и структурой системы семяпочки. Нам кажется, что, как будет видно из дальнейшего, гипотеза Вордлоу полностью сохраняет свою силу, поскольку, согласно нашим специальным исследованиям, условия билатеральной симметрии семяпочки (которые необходимо должны вызывать также и совершенно определенную ориентацию градиентов питания и в первую очередь двустороннего билатерального градиента), надо думать, действительно изначально однозначно определили и при каждом новом онтогенезе продолжают определять форму и положение двудольного зародыша в семяпочке.

Рассмотрим обнаруженные нами обстоятельства у некоторых представителей сем. сложноцветных, у видов *Crepis: C. capillaris* (L.) Wall. и *C. tectorum* L.

Как известно, в завязи сложноцветных имеется одна анатропная семяпочка; она тенуинуцеллятная с одним интегументом, внутренний эпидермис которого становится здесь интегументальным тапетумом зародышевого мешка, развивающегося по нормальному типу; она имеет дорзивентральное строение, т. е. обладает лишь одной плоскостью симметрии (билатеральной).

Через продольную ось семяпочки могут быть проведены два срединных (саггитальных) разреза в двух взаимно перпендикулярных направлениях, из которых один проходит в плоскости билатеральной симметрии семяпочки, рассекая ее через фуникулюс и микропиле на две зеркальноподобные половины; второй разрез, проходящий перпендикулярно к первому, отсекает дорсальную сторону семяпочки от ее вентральной стороны. В дальнейшем мы будем для краткости называть разрезы первого рода, проходящие в плоскости билатеральной симметрии и открывающие дорсальную и вентральную стороны семяпочки, — дорзивентральными (табл. I, *1—4, 9*), а вторые, проходящие в перпендикулярной плоскости и обнаруживающие билатерально-симметричное строение семяпочки, — билатеральными (табл. I, *5—8, 10*).

В настоящее время, как пишет Вордлоу (1952 : 19), вряд ли кто может сомневаться в значении фактора питания развивающегося организма или его зачатка, дающего ему начало. Мы полностью разделяем это мнение (Герасимова-Навашина, 1954а, б), считая, что весьма важно разрабатывать вопрос о возможных градиентах питания отдельных элементов развития и, в частности, зародышевого мешка, как в ходе его формирования, так и в период, когда в нем развивается зародыш. Такого рода анализ может вскрывать какие-либо признаки природы и направленности этих градиентов, влияющих на ход развития той или другой структуры, а, может быть, часто и определяющих это развитие.

Проанализировав положение развивающегося зародыша на стадии заложения и формирования его семядолей в семяпочке указанных видов *Crepis*, мы установили, что он всегда расположен в ней действительно согласно вышеуказанному положению Вордлоу, только одним единственным и совершенно определенным образом. Протягиваясь своей продольной осью вдоль зародышевого мешка, он ориентирован так, что одна из его двух различных плоскостей билатеральной симметрии, а именно проходящая между семядолями, совпадает с единственной плоскостью билатеральной симметрии семяпочки (табл. I, *9*). При этом естественно, что другая плоскость симметрии зародыша, проходящая через обе семядоли, располагается перпендикулярно к плоскости симметрии семяпочки (табл. I, *10*).

Объяснить постоянное и единственное положение зародыша, по-видимому, действительно можно только тем, что двустороннее развитие его семядолей совпадает с двусторонней симметрией градиента питания, существующего в семяпочке только в этой одной единственной плоскости. По Вордлоу, это происходит в соответствии с билатеральным строением материнского окружения, однако с той лишь поправкой, что, как мы покажем ниже, на характер развития зародыша, очевидно, оказывает влияние не зародышевый мешок сам по себе, как считает Вордлоу, а та система, в которой находится он сам, т. е. именно билатеральная система семяпочки.

С нашей точки зрения, подобная гипотеза убедительнейшим образом подтверждается тем фактом, что, как показали наши исследования, яйцевой аппарат зародышевого мешка, а следовательно и яйцеклетка (а позднее и зигота) изначально могут быть и иным образом ориентированы по отношению к плоскости симметрии семяпочки, а именно они могут быть расположены не одним, только что указанным способом, а двумя, откуда можно было бы ожидать и двух способов расположения зародышей, чего на самом деле нет.

При одном способе расположения яйцевого аппарата (яйцеклетка и две синергиды), дорзивентрального по своему строению (принимая за брюшную, лицевую, сторону ту, где лежит яйцеклетка, а за спинную — где лежат синергиды), единственная плоскость его билатеральной симметрии совпадает с той же плоскостью симметрии семяпочки; при другом способе плоскость симметрии яйцевого аппарата перпендикулярна плоскости симметрии семяпочки. В первом случае на дорзивентральном (профильном) разрезе семяпочки наблюдатель видит яйцевой аппарат в профиль; во втором случае на таком же разрезе семяпочки яйцевой аппарат виден с фронта. Кроме того, выяснилось, что каждый из этих двух способов представлен у исследованных нами видов *Crepis* двумя вариантами. Так, при первом способе яйцеклетка может быть расположена в зародышевом мешке как со стороны семяножки (т. е. дорсально; табл. I, *1*), так и с противоположной ей стороны (вентрально, табл. I, *2*); соответственно противоположные наклоны получают и синергиды. При втором способе латерально расположенная в зародышевом мешке яйцеклетка может лежать либо по ту, либо по другую сторону плоскости билатеральной симметрии семяпочки; в этих последних случаях на достаточно толстых дорзивентральных срезах семяпочки наблюдатель видит яйцеклетку лежащей либо за синергидами (табл. I, *3*), либо перед синергидами (табл. I, *4*). Однако в этих парных вариантах в обоих случаях симметрия всего яйцевого аппарата по отношению к семяпочке, конечно, не меняется.

Те же четыре положения яйцевого аппарата и его клеток (два способа в двух вариантах) естественно наблюдаются в соответствующих аспектах и при билатеральном разрезе семяпочки; они видны так, как если бы мы рассматривали дорзивентральные срезы при повороте их на 90° (табл. I, *5, 6, 7, 8*).

Все эти описанные только что положения яйцевого аппарата относительно семяпочки реально наблюдались нами у исследованных видов сложноцветных. На более поздних стадиях после оплодотворения и при начале развития зародыша они перестают быть столь хорошо различимы, так как оплодотворенная яйцеклетка при начавшемся активном росте сильно смещается, выдвигаясь почти на осевую линию зародышевого мешка, который в свою очередь в этот период тоже начинает быстро разрастаться. Таким образом, зигота, полярность которой уже определилась ходом развития зародышевого мешка и совпадает с полярностью последнего, к моменту своего деления занимает в зародышевом мешке центральное положение. Сам же зародыш, развиваясь здесь по типу *Asteraceae*, имеет первоначально шарообразную (радиально симметричную) форму и не дает вначале резких опознавательных признаков своей ориентации в зародышевом мешке по отношению к семяпочке.

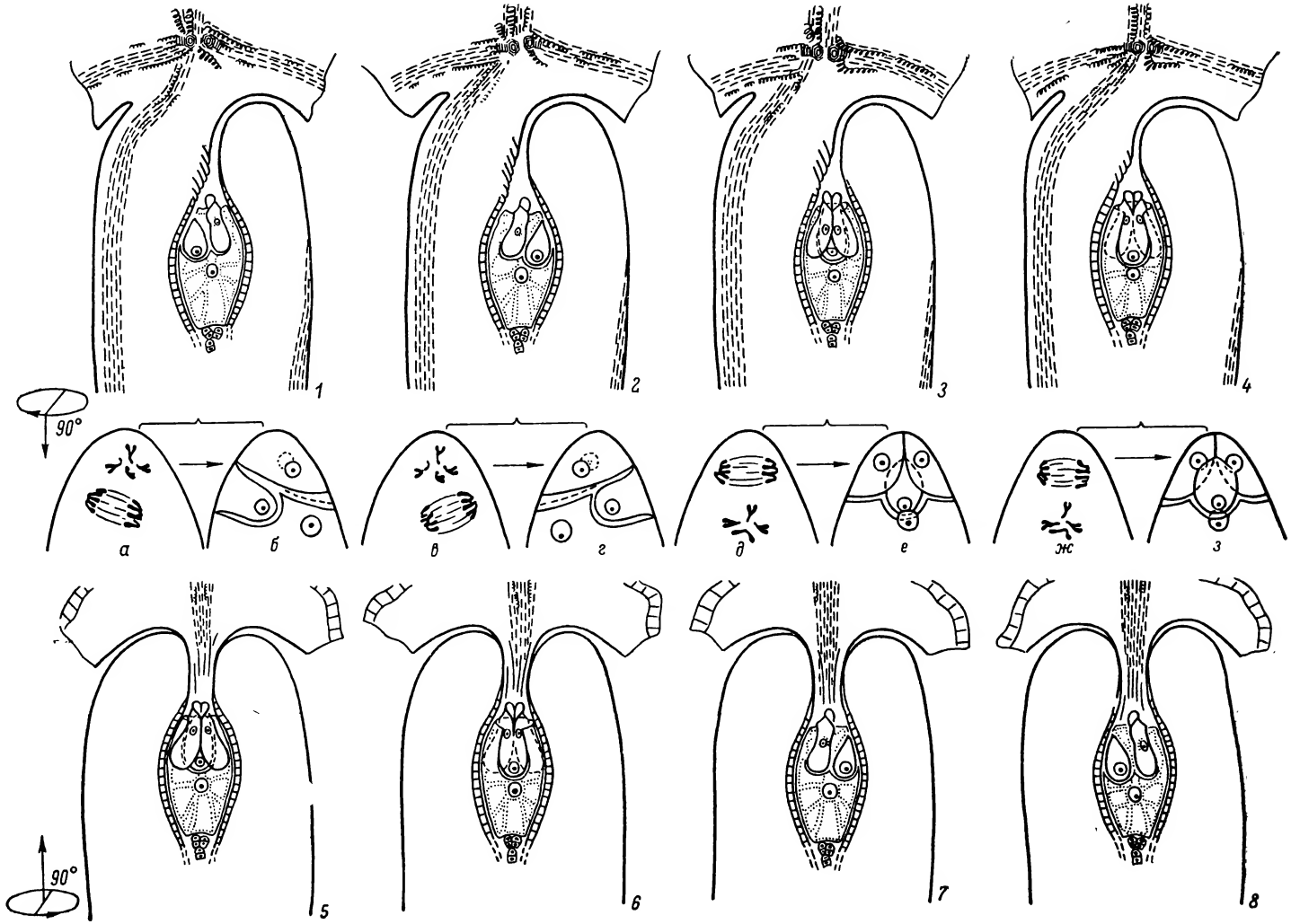


Таблица I

Сагиттальные разрезы семяпочек *Crepis*.

1—4 и *9* — дорзивентральные разрезы, *5—8* и *10* — билатеральные. *Средний ряд* (*а—з*) — микропилярные части развивающегося зародышевого мешка во время третьего деления и после наступления в нем клеткообразования (подробнее см. в тексте).

Однако как только у зародыша наметятся семядоли, т. е. возникнет билатеральная симметрия, его положение в зародышевом мешке и соответственно в семяпочке всегда может быть вполне четко установлено, а именно это положение, как мы уже указали выше, всегда соответствует тому симметричному двустороннему поступлению питательных веществ к зародышевому мешку, которое, как следует думать и как на то указывает Вордлоу, должно существовать в билатеральной системе семяпочки. Если бы такой направленности не было, мы могли бы ожидать по два положения зародыша как на дорзивентральном, так и на билатеральном разрезе, т. е. в том и другом случае наблюдали бы зародыш как со стороны одной семядоли, так и двух, соответственно

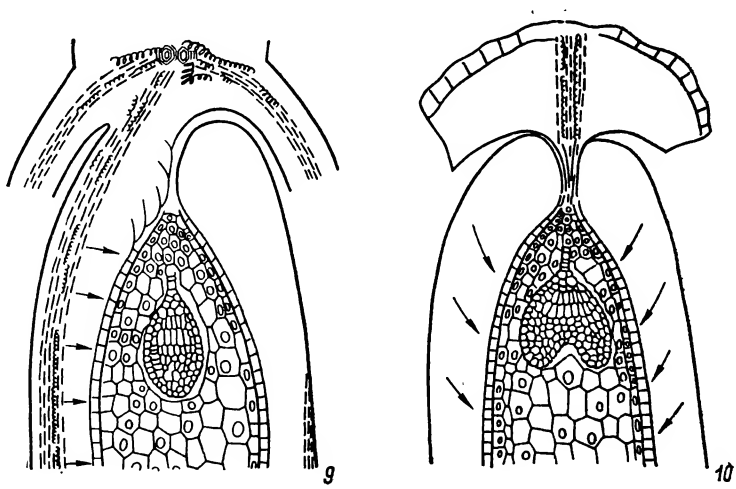


Таблица I (*продолжение*).

положениям яйцевого аппарата, который мы видим и в том и в другом случае и в профиль, и фронтально. Однако, как мы об этом уже говорили, на деле этого нет: зародыш оказывается расположенным всегда одинаковым образом, а именно на дорзивентральном разрезе он всегда обращен к наблюдателю одной из своих семядолей, т. е. виден сбоку (табл. I, *9*), а на билатеральном виден с фронта, открывая обе свои семядоли (табл. I, *10*).

Из приведенных нами данных можно также сделать вывод, что на более ранних этапах развития семяпочки и ее зародышевого мешка факторы питания для последнего имеют, очевидно, менее резко выраженный градиент, так как в это время проводящая система семяпочки еще полностью не развита и снабжение развивающихся в ней структур — спор и клеток гаметофита — носит в принципе качественно иной характер.

И действительно, как показали наши исследования (Герасимова-Навашина, 1954а, б), в период макроспорогенеза у видов *Crepis* семяпочка еще вполне меристематична, следовательно, подача пластических веществ в ней происходит, как и во всякой инициальной меристеме, по оболочкам и, возможно, более равномерно со всех сторон. Однако вскоре после макроспорогенеза и быстрого развития семяпочки эта подача становится явно недостаточной: рост макроспор здесь уже сопровождается гибелью окружающих клеток нуцеллуса, а позднее, в период особенно сильного разрастания макроспор, три из них погибают и за их счет идет развитие единственной, дающей начало зародышевому мешку. В результате всех этих процессов, когда в основном используются, по-видимому, пластические вещества соседних клеток, идут деления в гаметофите и формируется зародышевый мешок. Поэтому, надо думать, особенно исходя из результатов этого формирования, что, как мы уже не раз под-

черкивали (Герасимова-Навашина, 1954а, б; 1957, 1958, 1961), в этот период основную и определяющую роль должны играть внутриклеточные закономерности развития, установленные еще Гофмейстером, Саксом и Гертвигом; эти закономерности обусловливают то, что деления при развитии зародышевого мешка происходит во взаимно перпендикулярных плоскостях, осуществляя всегда определенное расположение клеток зародышевого мешка относительно друг друга. Однако, как мы это обнаружили, ориентация плоскостей этих делений относительно семяпочки строго зависит от симметрии последней.

Здесь нет надобности подробно останавливаться на действии указанных клеточных закономерностей, так как мы делали это уже неоднократно в приведенных выше работах. Напомним только, что определяющими тут оказываются, по-видимому, два основных правила, а именно: 1) ось фигуры митоза располагается всегда по более длинной оси цитоплазматической массы, и плоскость деления, следовательно, делит продолговатую клетку поперек; на основе этого правила идут деления в растущем макроспороците при макроспорогенезе и первое деление макроспоры; 2) каждая новая плоскость деления пересекает предыдущую под прямым углом, на основе этого закона идут 2-е и 3-е деления в ценоцитном гаметофите.

В самом деле, при формировании зародышевого мешка у видов *Crepis* первое деление идет вдоль длинной оси макроспоры, совпадая с длинной осью семяпочки. При втором делении ядер, разошедшихся по полюсам макроспоры, происходит поворот осей деления на 90°, причем поворот этот может происходить только в двух направлениях. По отношению к семяпочке эти деления осуществляются или в дорзивентральном ее направлении, или в билатеральном, совпадая с той или другой плоскостями ее симметрии. Однако верхнее и нижнее ядро гаметофита могут осуществлять этот поворот в одинаковом или в различном направлениях, в последнем случае одно ядро будет делиться в дорзивентральной плоскости, а другое — в билатеральной. Таким образом, уже в результате второго деления в гаметофите имеются четыре возможных конфигурации расположения его ядер (по два у каждого полюса). При следующем 3-м делении происходит вновь поворот осей фигур деления на 90° относительно друг друга, в силу чего после наступающего в ценоците клеткообразования и осуществляются все указанные нами выше комбинации и конфигурации расположения клеток яйцевого аппарата как относительно друг друга, так и относительно плоскостей симметрии семяпочки. Как уже сказано, мы неоднократно иллюстрировали этот процесс подробной схемой в указанных выше наших работах, поэтому здесь мы приводим схематически лишь последний — третий шаг деления и его результат после наступления клеткообразования в микропилярной части развивающегося зародышевого мешка (табл. I, парные фигуры среднего ряда: *а—б; в—г; д—е; ж—з*).

Таким образом, взаимное положение элементов яйцевого аппарата в зародышевом мешке зависит в первую очередь от основных закономерностей клеточного деления, хотя симметрия семяпочки явно влияет на ориентацию этих делений в том смысле, что определяет положение их взаимно перпендикулярных плоскостей. Иначе говоря, расположение плоскостей деления относительно семяпочки не произвольно, а находится под ее влиянием как системы, причем влияние это трудно объяснить чем либо иным, кроме действия существующих в семяпочке определенных градиентов, в природу которых, однако, мы входить не можем за отсутствием необходимых конкретных данных.

Так обстоит дело со строением яйцевого аппарата, одна из клеток которого позднее даст начало зародышу, в ходе развития которого влияние самой семяпочки уже как вполне развитого органа становится особенно выраженным, может быть даже определяющим — ведущим.

Как мы видели, расположение зародыша оказывается всегда одинаковым, т. е. однозначным по отношению к семяпочке, а именно он по-

стоянно лежит своими семядолями в плоскости ее билатеральной симметрии (табл. I, *10*), что уже всецело должно определяться полярным влиянием, существующим в это время в семяпочке, всего вероятнее возникающим билатеральным градиентом питания, так как в это время в ней в полной мере дифференцируется проводящий пучок. Но этот предполагаемый билатеральный градиент питания (табл. I, *10*, показано стрелками) должен существовать в семяпочке лишь в одной плоскости, именно в той, в которой и лежит зародыш своими двумя семядолями. Поэтому есть достаточные основания думать, вслед за Вордлоу, что этот градиент как в индивидуальном, так и в историческом развитии является ответственным за формирование двудольного зародыша.

Этот наш вывод, основанный на конкретных наблюдениях, конечно, не претендует на полное выяснение положения о становлении двудольности; требуются дальнейшие исследования обстановки развития и эксперименты для решения этого сложного вопроса.

Однако, в связи со сказанным выше, следует отметить некоторые данные, которые прямо свидетельствуют о важном значении фактора питания для заложения семядолей. Так было уже показано (Van Overbeck и др., 1942; Rijven, 1952), что если зародыш двудольного (в данных случаях *Datura и Capsella*) на достаточно ранних стадиях развития поместить в обильные питательными веществами среды, то зародыши могут развивать до 6 семядолей. Бухгольц (Buchholz, 1946) показал, что число семядолей у *Pinus ponderosa* может варьировать от 6 до 16 и сделал вывод о том, что число семядолей прямо коррелировано с размером меристематического зачатка ко времени заложения семядолей. Мы можем этот вывод распространить и на другие части растений; так, мы наблюдали, что если к моменту заложения того или другого органа размер меристематической ткани, из которой он формируется, превышает необходимый для нормального развития минимум, то возникают дополнительные органы того же значения, а при недостаточном размере меристематического зачатка происходит лишь частичное развитие или полное прекращение развития соответствующего органа. Мы могли наблюдать это явление при заложении целых цветков в соцветии и отдельных членов цветка у *Galtonia candicans* Decne, при заложении придаточных корней зародышей злаков, при заложении семяпочек в завязях одно- и двудольных (*Lilium, Crepis*). Иногда даже образуются две точки роста при чрезмерном разрастании апекса у зародышей *Crepis,* являющиеся в дальнейшем причиной их фасциации. Подробнее эти материалы будут развернуты нами в другом месте (см. также Stebbins, 1967).

Следует также сказать несколько слов о природе однодольности. Возможно, что этот вопрос в филогенетическом смысле будет решен не одним способом, так как в последнее время намечаются пути расчленения, казалось бы, монолитной группы однодольных. Тем самым облегчается возможность нахождения ее истоков не обязательно в строго монофилетическом плане.

Что касается, в частности, развития зародыша злаков, то, если принять во внимание наши данные, оно представляется нам особенно интересным, тем более, что М. С. Яковлев и М. П. Солнцева (1965) на основании своих исследований над видами *Stipa* пришли к заключению, что раннее нарушение симметрии зародыша, связанное с развитием его дорсальной стороны при задержке вентральной, обусловлено резко асимметричным строением всего зародышевого мешка злаков. Асимметричность возникает здесь, как указывают авторы, в результате быстрого разрастания плацентно-халазального района семяпочки (см. также отмеченное для *Hordeum* у Савченко и Комар, 1965). Зародыш, как указывают Яковлев и Солнцева, быстрее развивается и изгибается той своей стороной, которая обращена к мощно развитому сосудистому пучку семяпочки, образуя с этой стороны свою единственную семядолю. Еще в своей работе 1946 года Яковлев сделал вывод о преимущественном росте одной сто-

роны эмбриональных тканей зародыша злаков именно в силу более быстрого деления и более интенсивного роста клеток с одной стороны проэмбрио, что и является, по его мнению, прямой причиной нарушения симметрии проэмбрио и приобретения им асимметричной структуры.

Таким образом, по сравнению с двудольным зародышем сложноцветных, зародыш злаков повернут на 90° по отношению к проводящему пучку семяпочки. Причину этого, по-видимому, действительно надо искать в резкой и очень ранней асимметрии семяпочки злаков, где односторонняя подача питательных веществ с самого начала настолько сильна, что влияет на развитие самого зародышевого мешка, ведя к сильному его асимметричному разрастанию и бурному развитию его антиподальных клеток; последние в дальнейшем, очевидно, также оказывают влияние на определение ориентации зародыша, усиливая и без того резко односторонний поток питательных веществ. Интересно отметить, что некоторая тенденция к такой асимметрии развития намечается и у двудольных (виды *Crepis*), где на ранних стадиях можно заметить, что клетки зародыша со стороны проводящего пучка несколько крупнее (см. табл. I, *9*), однако эта тенденция не получает достаточного развития, и семядоли развиваются здесь целиком в другой плоскости.

Мы считаем необходимым остановиться также на недавно вышедших работах Батыгиной (1968а, б, 1969) по развитию зародыша у видов пшениц; работая со злаками, она придерживается иного представления, чем только что изложенное, однако оно несомненно ошибочно, так как базируется на неточных наблюдениях, что можно легко видеть из представленных автором материалов. Так, Батыгина считает, что характерное дорзивентральное строение зародыша злаков определяется уже первым делением зиготы, которое в свою очередь обусловлено положением клеток яйцевого аппарата в зародышевом мешке. По утверждению Батыгиной, на дорзивентральном разрезе семяпочки яйцевой аппарат в зародышевом мешке у пшениц расположен всегда только одним способом, а именно в профиль, и притом таким образом, что синергиды прилегают к плацентно-халазальной стороне зародышевого мешка, где расположены антиподы, а яйцеклетка занимает всегда боковое положение, внешнее по отношению к синергидам. Соответственно, билатеральный разрез (Батыгина называет его латеральным) обнаруживает яйцевой аппарат в повороте на 90° по отношению к дорзивентральному разрезу, следовательно, он якобы всегда виден с фронта, т. е. синергиды лежат симметрично по отношению к яйцеклетке, справа и слева от нее. При начавшемся делении зиготы, согласно утверждению Батыгиной, первая перегородка всегда закладывается «косо», т. е. наклонно, причем наклон направлен таким образом, что с вентральной стороны перегородка в зародыше расположена ниже, чем с дорсальной. Батыгина считает, что именно это обстоятельство, т. е. косая закладка первой перегородки, является определяющим фактором для всего дальнейшего развития, характеризующего сем. *Gramineae*, на основании чего находит возможным выделить новый тип эмбриогенеза.

Имея в руках в настоящее время оригинальный материал по видам пшениц (*Triticum monococcum* L., *T. dicoccum* Schrank, *T. aestivum* L.), я могла убедиться в том, что представленные Батыгиной данные не соответствуют действительному положению дел и, следовательно, ее утверждения и выводы лишены реальных оснований.

Яйцевой аппарат перечисленных видов пшениц, в противоположность утверждению Батыгиной, в подавляющем большинстве случаев, а именно в 81.8% случаев, лежит под углом в 90° по отношению к тому положению, которое она ему приписывает, т. е. на дорзивентральном разрезе семяпочки он виден с фронта; следовательно, в профиль он в подавляющем большинстве случаев (т. е. в тех же 81.8% случаев) виден на билатеральном разрезе (см. рисунок в тексте и цифровую таблицу).

Кроме того, яйцевой аппарат в зародышевом мешке пшениц располагается не единственным способом, как утверждает Батыгина, а как и

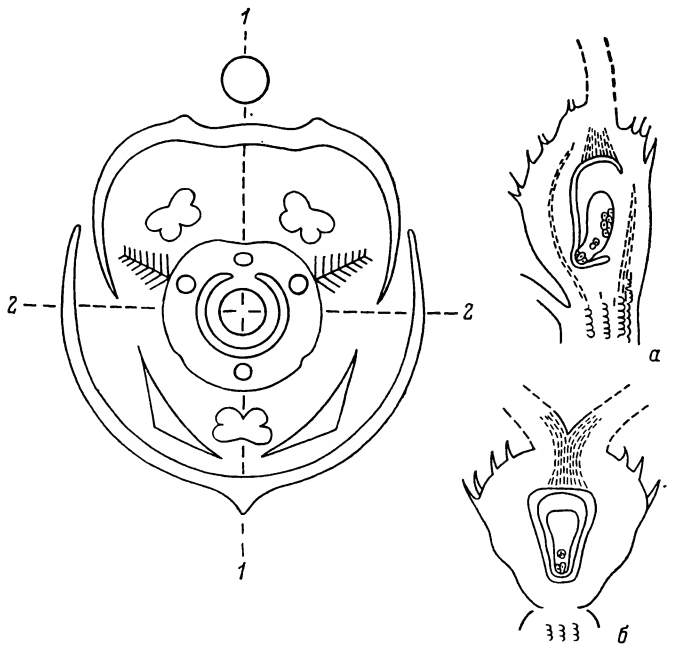


Диаграмма цветка пшеницы.

Пунктиром (1—1 и 2—2) изображены линии прохождения сагиттальных разрезов (дорзивентрального и билатерального), перпендикулярных к плоскости рисунка; *справа* схематически изображены указанные срезы завязи (*а* — дорзивентральный и *б* — билатеральный). *Дорзивентральный разрез (а)* — проходит через фуникулюс и микропиле семяпочки и рассекает вдоль противолежащие пучки завязи. *Билатеральный разрез (б)* — проводящие пучки завязи на этом разрезе не видны, так как оказываются в стороне от него (см. на диаграмме *2—2*).

у видов *Crepis*, принимает те же четыре возможные положения (см. табл. II). Так, на дорзивентральном разрезе мы имеем два фронтальных

Положение клеток яйцевого аппарата на дорзивентральных срезах зародышевых мешков у видов пшениц

Вид	Всего исследовано случаев	Яйцевой аппарат с фронта		Яйцевой аппарат в профиль		Варианты профильного расположения			
						яйцеклетка не со стороны антипод		яйцеклетка в сторону антипод	
		число	%	число	%	число	%	число	%
Triticum monococcum L.	17	14	82.3	3	17.3	2	10.5	1	7.2
T. dicoccum Schrank	23	20	86.9	3	13.1	2	8.7	1	4.4
T. aestivum L. . .	48[1]	38	79.2	10	20.8	6	12.5	4	8.3
Всего	88	72	81.8	16	18.2	10	11.3	6	6.9

[1] Наблюдался один случай (не включен в таблицу), когда в яйцевом аппарате *T. aestivum* L. синергиды были расположены с фронта, а яйцеклетка в профиль: это могло быть следствием того, что оба веретена 3-го деления при развитии гаметофита, как исключение, располагались не взаимно перпендикулярно друг к другу, а параллельно.

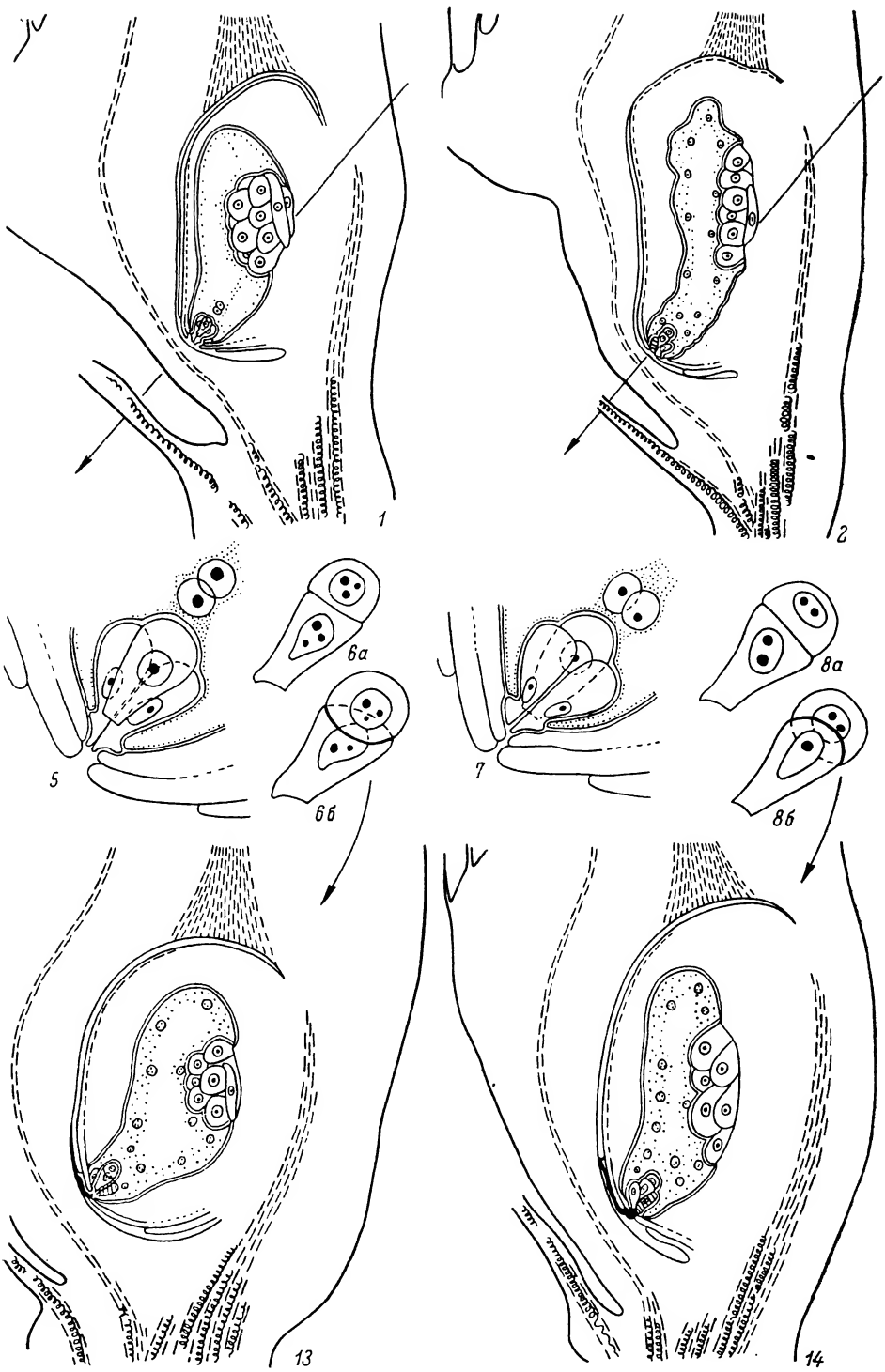


Таблица II

Сагиттально-дорзивентральные разрезы завязей видов *Triticum*, до оплодотворения (*1*, *3*, *4*) и после первого деления зиготы (*2*, *13—16*).

Стрелками в верхнем ряду показано направление основной полярной оси зародышевых мешков. *В среднем ряду (5—11)* — при большем увеличении показаны клетки яйцевого аппарата и их ориентация: с фронта (*5*, *7*) и в профиль (*9*, *11*) и двуклеточные зародыши тотчас же после заложения перегородки (*6а*, *8а*, *10а*, *12а*) и вскоре после начавшегося одностороннего роста, приводящего к их изгибанию (*6б*, *8б*, *10б*, *12б*). Подробнее см. в тексте.

Как здесь, так и ниже, на табл. III разрезы семяпочек и зародышевых мешков изображены в несколько схематизированном виде, ряд деталей опущен.

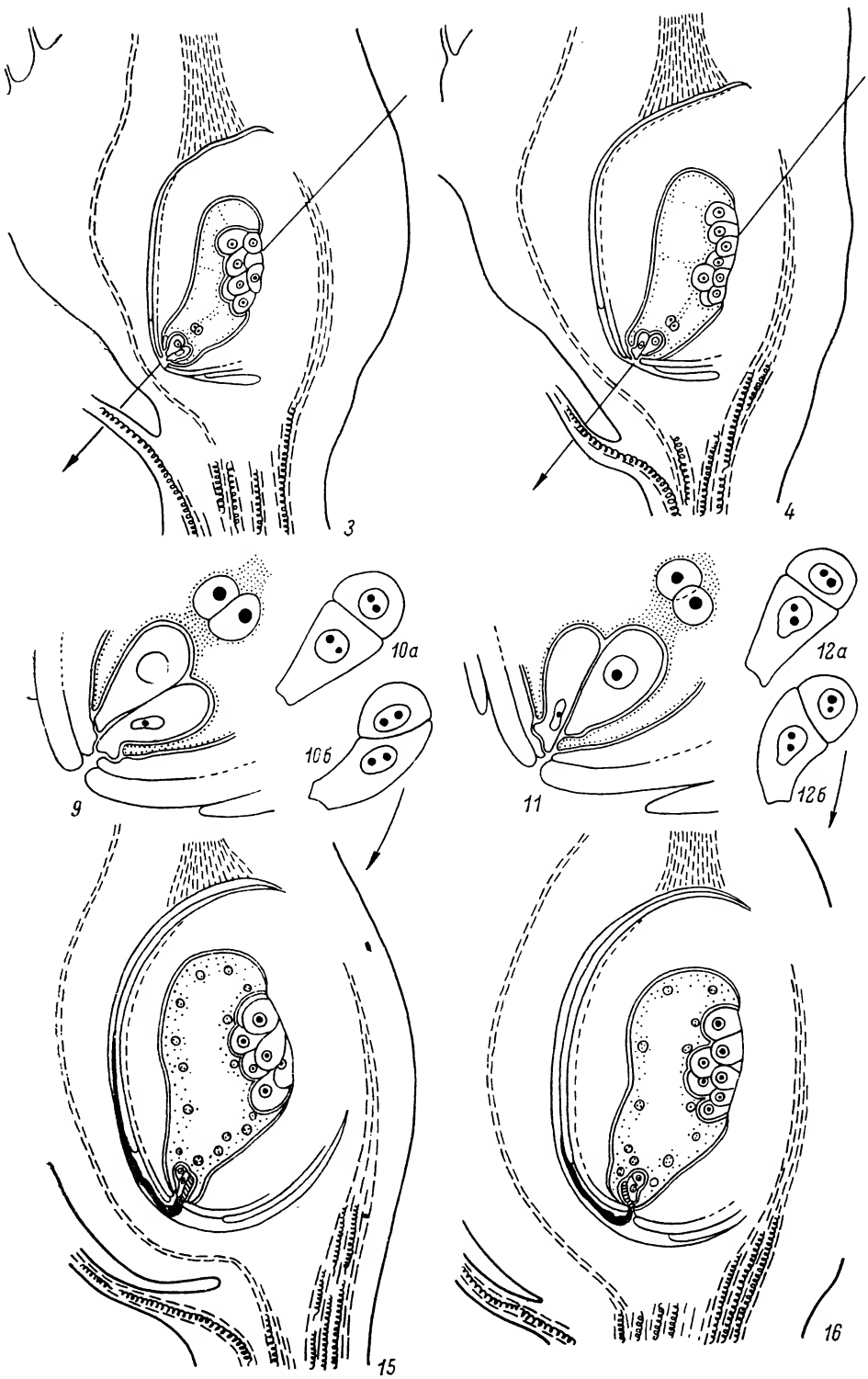


Таблица II (*продолжение*).

положения яйцевого аппарата; в одном случае яйцеклетка лежит перед синергидами, а в другом — за ними (табл. II, *1*, *5*, *7*), (на цифровой таблице эти варианты расположения показаны вместе); при двух других положениях на том же дорзивентральном разрезе семяпочки яйцевой аппарат виден в профиль. Эти два положения встречаются значительно реже, а именно лишь в 18.2% случаев. Так же как у видов *Crepis*, эти профильные расположения представлены каждый двумя вариантами: один (табл. II, *3*, *9*), когда яйцеклетка примыкает к внешней стороне зародышевого мешка, т. е. лежит не со стороны антипод (11.3% случаев) и другой (табл. II, *4*, *11*), когда яйцеклетка лежит со стороны антипод, примыкая к плацентно-халазальной стороне (6.9% случаев). Соответственные расположения клеток яйцевого аппарата наблюдаются и при билатеральных разрезах (табл. III, *1—4*).

Следовательно, то, что Батыгина предлагает считать типичным для видов пшениц расположением элементов зародышевого мешка, могущим даже, по ее мнению, служить строгим контролем правильности направления произведенного разреза семяпочки, встречается на самом деле только в 11.3% случаев (на нашей табл. II, *3*, *9*), в подавляющем же большинстве случаев (88.7%) эти положения иные.

Следует здесь отметить, что, по данным С. Н. Коробовой (1961), и у кукурузы, по-видимому, в большинстве случаев при дорзивентральном разрезе семяпочки яйцевой аппарат, так же как и у пшениц, виден с фронтальной стороны.

Что касается дальнейших фаз развития, в первую очередь развития зародыша, то описание их, даваемое Батыгиной, тоже не соответствует действительности, так как исходит из уже отмеченных неверных первоначальных посылок, добавляя к ним, как мы сейчас покажем, еще и новые. Однако прежде чем более подробно обсудить эти положения, обратимся к наблюдающемуся у злаков некоторому своеобразию зародышевого мешка.

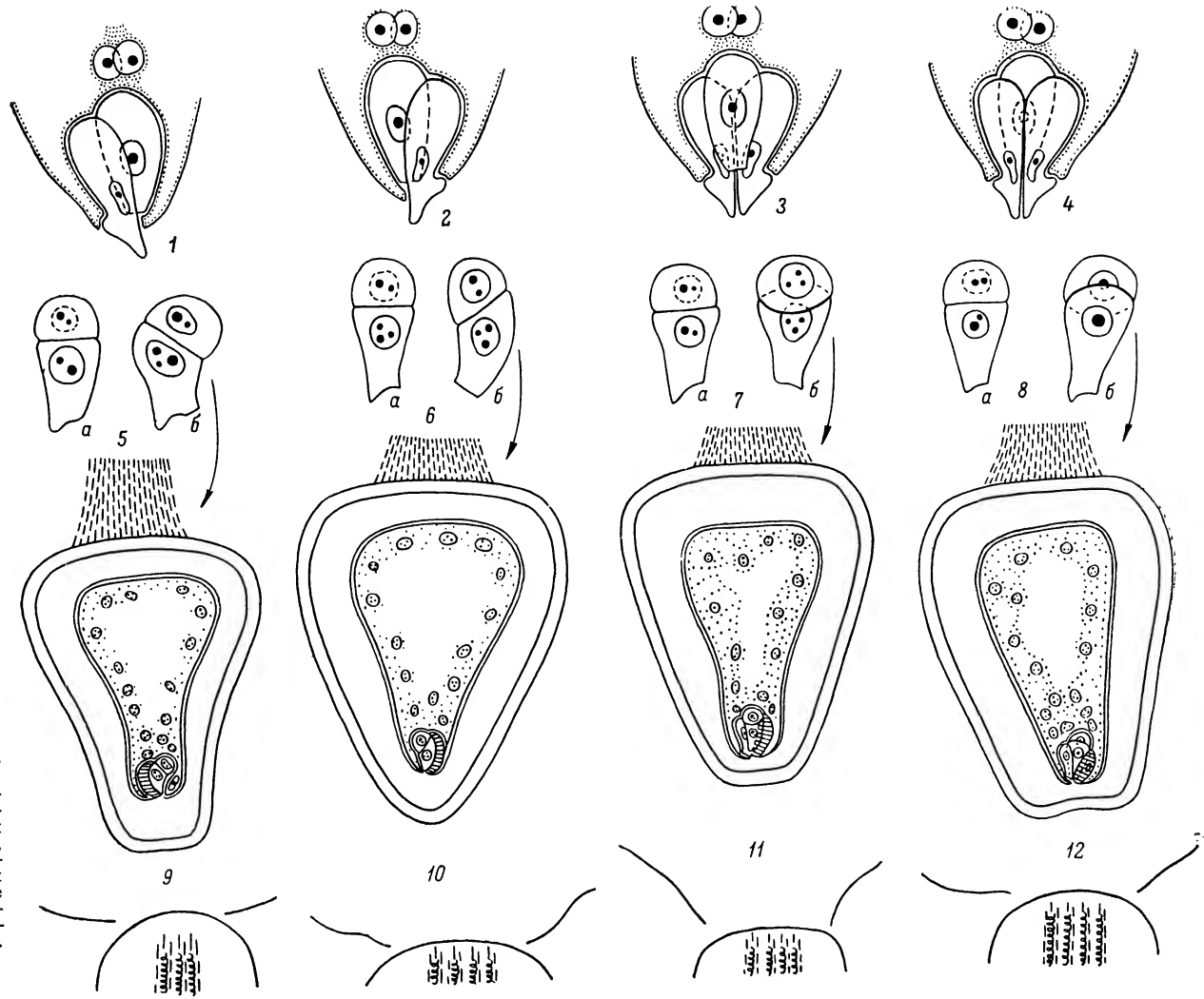
Как я об этом уже неоднократно писала (Герасимова-Навашина, 1954а, б, 1955 г., и др.), в зародышевом мешке покрытосеменных существует определенная полярность, ось которой обычно совпадает с продольной осью яйцеклетки; на продолжении этой оси в центральной клетке лежат полярные ядра, а на конце ее — антиподы. У злаков эта ось тоже ясно выражена, хотя в ходе развития, как известно, зародышевый мешок злаков при разрастании становится сильно асимметричным. Однако, как это наиболее ясно в последнее время показали М. И. Савченко и Л. Р. Петрова (1963) и Савченко и Г. А. Комар (1965) для *Triticum* и *Hordeum,* позднейшее разрастание зародышевого мешка не изменяет направления первоначальной оси. Эта ось, которую можно считать основной, и в зрелом зародышевом мешке также совпадает с продольной линией яйцеклетки, продолжаясь к антиподам. На этой оси расположена основная масса цитоплазмы зрелого зародышевого мешка в виде характерного плотного тяжа, не раз описывавшегося в литературе; в этом цитоплазматическом тяже центральной клетки зародышевого мешка, как уже сказано, и лежат полярные ядра. Этот момент для пшениц отлично виден на хороших иллюстрациях других авторов (см., например, микрофотографию в работе Эрдельской, Erdelska, 1967). В соответствии с направлением этой оси определенный наклон получает и весь яйцевой аппарат, что хорошо обнаруживается на дорзивентральном разрезе, а именно он наклонен под углом в 45° по отношению к плаценто-халазе (см. рисунок и табл. II, *1—4,* где плацентно-халазная ось расположена вертикально).

Мы никогда не наблюдали у исследованных нами видов пшениц в стенках завязи к моменту готовности зародышевого мешка к оплодотворению вполне сформированных проводящих пучков, т. е. обладающих вполне развитыми сосудами; последние в это время поднимаются в плацентно-халазальном пучке едва до уровня яйцевого аппарата и формируются выше только после оплодотворения. Однако в лопастях

Таблица III

Сагиттально-билатеральные разрезы завязей видов *Triticum*.

Нижний ряд — разрезы завязей с двуклеточными зародышами (*9—12*). *В среднем ряду* при большем увеличении показаны двуклеточные зародыши тотчас же после их возникновения (*5а*, *6а*, *7а*, *8а*) и после начавшегося роста, приведшего к их изгибанию (*5б*, *6б*, *7б*, *8б*); соответственно эти последние двуклеточные зародыши показаны в зародышевых мешках (*9—12*). *Верхний ряд* (*1—4*) — четыре возможные ориентации клеток яйцевого аппарата, обнаруживающиеся на сагиттально-билатеральных срезах (подробнее см. в тексте).



рыльца, которые, как можно думать, у однодольных являются онтогенетически более взрослыми частями пестика, сосуды в проводящих пучках формируются значительно раньше, т. е. до оплодотворения.

После двойного оплодотворения у пшениц, как обычно у всех покрытосеменных, деления начинаются раньше в клетке зачатка эндосперма и к периоду возникновения и дальнейшего развития двуклеточного зародыша в этой клетке проходят 4—5 синхронных делений. Эндосперм в это время нуклеальный, 16—32-ядерный; его ядра довольно равномерно заполняют центральную клетку, которая, однако, быстро разрастается и синхронизм делений в ней вскоре нарушается, переходя на «волну», как это обычно бывает в достаточно крупном ценоцитном образовании. В этот период происходит довольно быстрое «перерождение» гигантских ядер и клеток антипод, которые вскоре разрушаются, а их продукты, по-видимому, усваиваются эндоспермом, бурно развивающимся в это время.

Зигота после оплодотворения у всех изученных нами видов пшениц начинает свой рост, слегка вытягиваясь именно вдоль указанной выше основной оси зародышевого мешка; при первом ее делении веретено в ней неизменно располагается согласно закону клеточного деления вдоль этой длинной оси, и первая перегородка, следовательно, закладывается перпендикулярно продольной оси зиготы. Как эти, так и последующие отношения обнаруживаются с большой ясностью как на дорзивентральных (табл. II, *6а, 8а, 10а, 12а*), так и на билатеральных (табл. III, *5а, 6а, 7а, 8а*) разрезах. Следовательно, в противоположность утверждению Батыгиной, ни яйцеклетка, ни зигота до своего первого деления не имеют заметного изгиба (табл. II, *1, 3, 4, 5, 7, 9, 11* и табл. III, *1, 2, 3, 4*). Однако очень скоро, вслед за первым делением, а может быть, и в конце его, начинает обнаруживаться неравномерный рост зародыша, а именно в большинстве случаев быстрее растет та его сторона, которая прилегает к разрушенной синергиде и, возможно, к излившемуся содержимому пыльцевой трубки (в это время данные элементы не всегда точно поддаются топографическому определению). Это действительно ведет к наклону зародыша, а именно как бы к поднятию одной из сторон перегородки по отношению к другой. При этом в соответствии с четырьмя положениями яйцевого аппарата и яйцеклетки (зиготы) в пем имеют место четыре положения такого наклона (табл. II, *6б* и *13, 8б* и *14, 10б* и *15, 12б* и *16* и табл. III, *5б* и *9, 6б* и *10, 7б* и *11, 8б* и *12*), а не одно, как утверждает Батыгина, которая неверно изображает на своих схемах, что уже яйцеклетка изначально имеет такую конфигурацию (т. е. изгиб), видную, по ее утверждению, якобы только на дорзивентральном разрезе.

Эти четыре возможных изгибания (разрастания одной из сторон зародыша) сильно подкрепляют предположение о том, что рост двуклеточного зародыша идет быстрее со стороны разрушенной синергиды и излившегося содержимого пыльцевой трубки.

Итак, основной вывод Батыгиной о том, что дорзивентральная асимметрия зародыша пшениц определяется уже в первом делении зиготы, неверен, ибо с делением этим связан наклон зародыша не в одном направлении, как необходимо для построения Батыгиной, а в четырех взаимно перпендикулярных направлениях; поэтому характер первого деления зиготы никакого отношения к установлению дорзивентральности зародыша злаков не имеет и, следовательно, не может лежать в основе установления «особого типа развития» зародыша этого семейства, как это считает возможным Батыгина.

Что касается дальнейшего развития зародыша злаков, то здесь я, не имея в настоящий момент достаточного материала, ограничусь лишь немногими замечаниями.

У пшениц, как это указывается и другими авторами, начиная с Суэжа (Souèges, 1924), Шнарфа (Schnarf, 1929), М. С. Яковлева (1946) и других, зародыш вначале радиально симметричен (табл. IV,

1а—г). По нашим наблюдениям, он еще относительно симметричен, проходя «грушевидную» стадию, и доходя до «шарообразной», с которой, как это особенно подчеркивает Яковлев (1946), и начинается явно выражен-

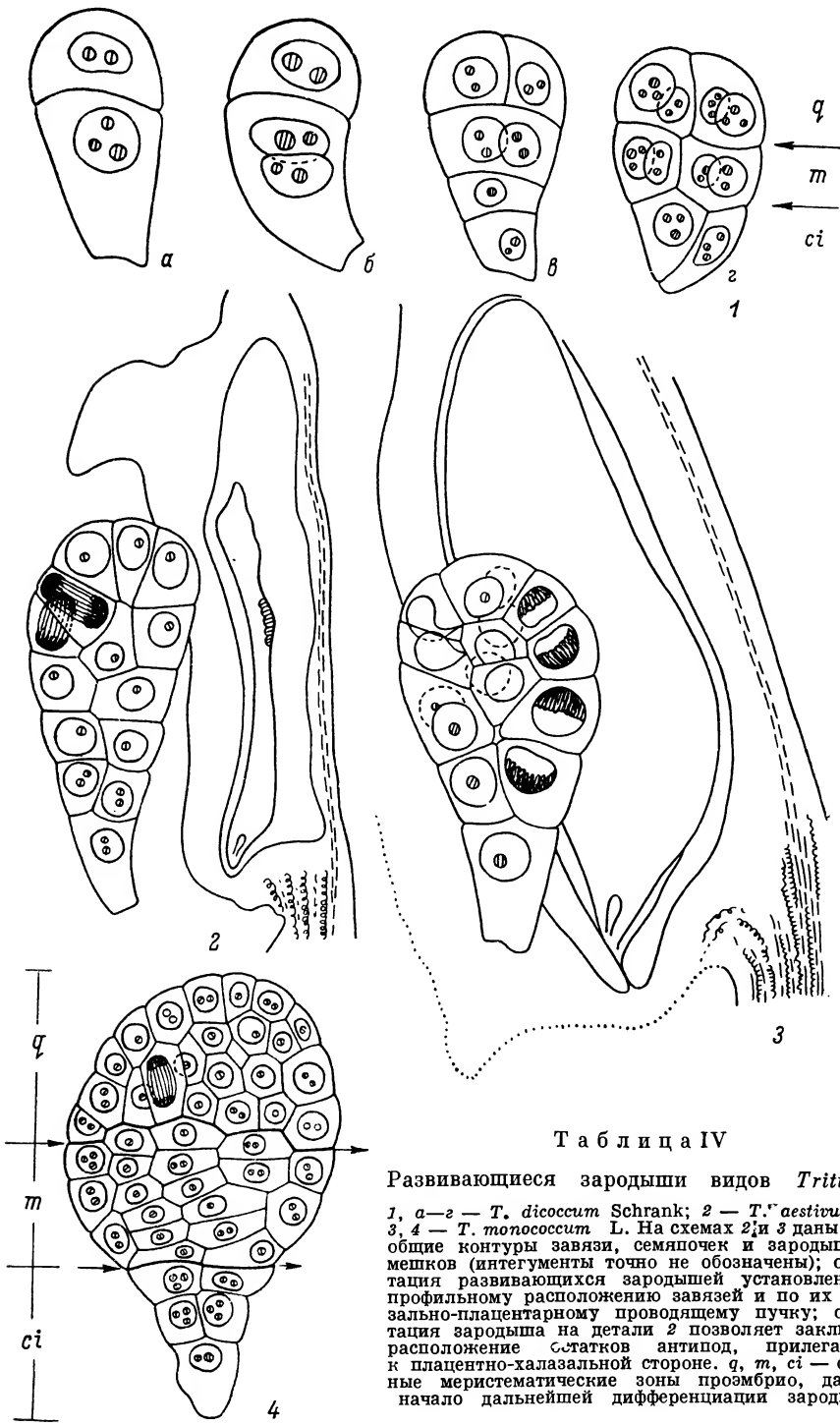


Таблица IV

Развивающиеся зародыши видов *Triticum*.

1, *а—г* — *T. dicoccum* Schrank; *2* — *T. aestivum* L.; *3*, *4* — *T. monococcum* L. На схемах *2* и *3* даны лишь общие контуры завязи, семяпочек и зародышевых мешков (интегументы точно не обозначены); ориентация развивающихся зародышей установлена по профильному расположению завязей и по их халазально-плацентарному проводящему пучку; ориентация зародыша на детали *2* позволяет заключить расположение остатков антипод, прилегающих к плацентно-халазальной стороне. *q*, *m*, *ci* — основные меристематические зоны проэмбрио, дающие начало дальнейшей дифференциации зародыша.

ное смещение очагов роста, усиливающееся в дальнейшем и приводящее позднее к характерной дорзивентральной конфигурации.

Действительно, на ранних стадиях развития, особенно в то время, когда зародыш имеет еще «грушевидную» форму, в нем возникают лате-

ральные очаги делений; однако поскольку, как мы могли установить, эти очаги вначале возникают попеременно то на одной стороне зародыша, то на другой (см. табл. IV, *2, 3*), то, следовательно, еще не они нарушают его радиальную симметрию и определяют его будущее дорзивентральное строение, как полагают Яковлев и Солнцева (1964, 1965) для зародышей *Poa* и *Stipa*. Я думаю, что на возникновение асимметрии зародыша злаков должна влиять асимметричность сильно развивающейся в это время всей системы семяпочки и завязи в целом. Вначале зародыш слишком мал, чтобы дифференциально реагировать на это влияние; только к «шарообразной» стадии (табл. IV, *4*) появляется устойчивая односторонняя асимметрия, как на это первоначально для злаков и указывал Яковлев (1946), отмечая, что радиально-симметричное вначале строение зародыша злаков позднее нарушается вследствие более интенсивного роста клеток с одной стороны проэмбрио, с чем, я думаю, и должно согласиться. Сходную по существу интерпретацию выдвигают в своей последней работе Гиньяр и Местр (Guignard et Mestre, 1969) без ссылки, однако, на эту более раннюю работу Яковлева. Развитие более взрослого зародыша должно быть уже в большей степени подчинено влиянию целого, т. е. резко выраженной асимметрии всей завязи, влияющей и на семяпочку в период ее развития (Савченко и Петрова, 1963). Дальнейшие исследования должны конкретизировать эти пока еще довольно общие положения и дать дополнительный анализ обстановки развития.

Данная работа выполнена в лаборатории эмбриологии Отдела эволюционной морфологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), руководимой М. С. Яковлевым, и в Институте химической физики АН СССР (Москва) в Отделе химической генетики, руководимом И. А. Рапопортом. Материал по видам пшениц собирался в 1966 г. на полях Пушкинской лаборатории анатомии и цитологии Всесоюзного института растениеводства ВАСХНИЛ (Ленинград), руководимой И. Д. Романовым; сбор материала и его подготовку к исследованию производили О. А. Долгова-Хведынич, Г. И. Савина, С. Гареева, Т. А. Дейнека. Помощь в изготовлении рисунков оказывали М. А. Плиско (по видам *Crepis*) и Т. М. Васильцова (по пшеницам).

Всем указанным организациям и лицам приношу искреннюю благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б. (1968а). Эмбриогенез в роде *Triticum* (в связи с проблемами однодольности и отдаленной гибридизации у злаков). Бот. ж., 53, 4 : 480—490. — Батыгина Т. Б. (1968б). О возможности выделения нового типа эмбриогенеза *Angiospermae*. ДАН СССР, 181, 6 : 1499—1502. (Батыгина Т. Б.) Batygina T. B. (1969). On the possibility of separation of a new type of embryogenesis in Angiospermae. Rev. Cytol. et Biol. vég., 32 : 335—341. — Вальцева О. В. и Е. И. Савич. (1965). О развитии зародыша у *Nymphaea candida* Presl и *N. tetragona* Georgi. Бот. ж., 50, 9 : 1323—1326. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1954а). Двойное оплодотворение покрытосемянных, его природа и происхождение. Диссерт. БИН АН СССР. Л. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1954б). Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосемянных. Бот. ж., 39, 5 : 655—680. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1957). Оплодотворение как онтогенетический процесс. Бот. ж., 42, 11 : 1654—1673. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1958). О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосемянных растений. В сб.: Проблемы ботаники, III : 125—167. — (Герасимова-Навашина Е. Н.) H. N. Gerassimova-Navashina. (1961). Fertilization and events leading up to fertilization, and their bearing on the origin of Angiosperms. Phytomorphology, 11, 1, 2 : 139—146. — Коробова С. Н. (1961). Эмбриологическое исследование кукурузы. Диссерт. БИН АН СССР, Л. — Кудряшов Л. В. (1964). Происхождение односемядольности (на примере *Helobiae*). Бот. ж., 49, 4 : 473—487. — Кудряшов Л. В. (1965). К вопросу о происхождении односемядольности (на примере *Helobiae*). В сб.: Проблемы современной ботаники, 1 : 65—67. — Кудряшов Л. В. (1966). О морфологической природе семядоли у однодольных. Вестн.

МГУ, сер. 6, 5 : 125. — Кудряшов Л. В. и Е. И. Савич. (1963). Некоторые данные к эмбриологии *Alisma plantago-aquatica* L. Бюл. МОИП, отд. биол., 68, 4. — Мейер К. И. (1960). К эмбриологии *Nuphar luteum* Sm. Бюл. МОИП, Отд. биол., 65, 6 : 48. — Савченко М. И. и Л. Р. Петрова. (1963). Морфология семяпочки ячменя *Hordeum vulgare* L. и некоторые особенности ее развития. Бот. ж., 48, 11 : 1623—1638. — Савченко М. И. и Г. А. Комар. (1965). Морфология семяпочек некоторых однодольных. В сб.: Морфология цветка : 71—113. — Солнцева М. П. и М. С. Яковлев. (1964). Предпосылки развития однодольности в раннем эмбриогенезе у ковылей. Бот. ж., 49, 5 : 625—633. — Яковлев М. С. (1946). Однодольность в свете данных эмбриологии. Сов. бот., 14, 6 : 351—363. — Яковлев М. С. и М. П. Солнцева. (1965). Некоторые вопросы морфологии цветка и эмбриологии ковылей. В сб.: Морфология цветка : 61—73. — Buchholz J. T. (1946). Volumetric studies of seed, endosperm and embryos in *Pinus ponderosa*, during embryonic differentiation. Bot. Gaz., 108 : 232—244. — Erdelska O. (1967). Polar nuclei in unfertilizad Barley embryo sac. Ann. Bot., 31, 122. — Guignard J. L. et J. C. Mestre. (1969). L'origine du cotylédon et du cône végétatif de la tige chez les Monocotylédones. Bull. Soc. Bot. Fr., 116 : 207—214. — Halperin W. (1966). Alternative morphogenetic events in cell suspensions. Amer. J. Bot., 53 (5) : 443—453. — Rijven A. H. G. C. (1952). In vitro studies on the embryo of *Capsella bursa-pastoris*. Acta Bot. Neerl., 1 : 158—200. — Schnarf K. (1929). Embryologie der Angiospermen. — Souèges E. R. (1924). Embryogénie des Graminées, dévelopment de l'embryon chez le *Poa annua* L. Comt. Rend. Acad. Sci. Paris, 178. — Stebbins G. L. (1967). Adaptive Radiation and Trends of Evolution in Higher Plants. Evol. Biol., 4 : 101—142. — Van Overbeek J., M. E. Conklin a. A. F. Blakeslee. (1942). Cultivation in vitro of small *Datura* embryos. Amer. J. Bot., 29 : 472—477. — Wardlaw C. W. (1952). Morphogenesis in plants. — Wardlaw C. W. (1955). Embryogenesis in plants.

Институт химической физики
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 10 IX 1970).

SUMMARY

It has been shown that dicotyledony is very likely to be determined, in conformity with Wardlaw's assumption, by a bilateral gradient existing in the ovule. The cells of the embryo sack in Crepis species are arranged in four ways with regard to the symmetry of the ovule, in accordance with the mutually perpendicular orientation of the spindles of the last (third) cell division. However, despite the existence of four modes of orientation of the cells composing the egg apparatus the embryo is always oriented in one and the same manner, its cotyledons lying in the plane of the bilateral symmetry of the ovule. The cells of the egg apparatus in Triticum assume the same four positions with regard to the ovule and the first partition wall of the division of the zygote is always at right angles to the longitudinal axis of the embryo sac. Owing to the one-sided growth of the two-celled embryo, the latter aquires then an inclination, and, in conformity with the occurrence of four orientations of the zygote, this inclination occurs in all four possible directions. Accordingly the distinguishing of a new type of embryo («Graminad type») attempted by Batygina with the alleged invariably inclined orientation of the first partition wall in Grasses as point of departure, should be regarded as lacking the necessary observational evidence. Dorsiventrally asymmetrical monocotyledonous organization of the embryo in Grasses is probably due to the influence of the high asymmetry of the ovule and of the ovary as a whole.

УДК 582.47+582.781.2+582.545.2 : (118.21) (478)

А. Г. Штефырца

ХВОЙНЫЕ, САМШИТ И ПАЛЬМА МИОЦЕНОВОЙ ФЛОРЫ БУРСУКА В МОЛДАВИИ

С 2 рисунками и 4 таблицами рисунков

A. G. STEPHYRTZA. CONIFERS, BOX AND PALM OF MIOCENE FLORA OF BURSUK IN MOLDAVIA

Проведенное исследование морфологии и анатомии остатков побегов хвойных и листьев *Buxus* и *Chamaerops* позволило установить во флоре Бурсука присутствие *Pinus taedaeformis* (Ung.) Heer, *Sequoia langsdorfii* (Brongn.) Heer, *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, *Thuja* cf. *occidentalis* L., *Buxus protojaponica* Tanai et Onoe. *Chamaerops humilis* L. var. *fossilis* Kolak., что дополнило уже известный состав хвойных флоры Бурсука родом *Thuja*, еще одной секцией *Pinus* и видами *Sequoia langsdorfii* и *Taxodium dubium*. Для рода *Buxus* был определен вид, а *Chamaerops humilis* L. var. *fossilis* Kolak. впервые обнаружен в Молдавии и его находка в Бурсуке является второй для Советского Союза. Этот вид особенно интересен тем, что он близок к современному *Ch. humilis* L. — характерному элементу формации вечнозеленых кустарников Западного Средиземноморья. Все остальные перечисленные выше виды связаны с элементами мезофильных лесов.

Нижнесарматская флора Бурсука изучалась А. Г. Негру в основном по остаткам плодов и семян. Результаты этих исследований опубликованы в десяти работах (Негру, 1966, 1967, 1968, 1969а, б, 1970а, б; Дорофеев и Негру, 1970а, б, в). Автором работы исследовались остатки листьев из того же местонахождения, которое описал Негру (Штефырца, 1968; Ильинская и Штефырца, 1971; Штефырца, 1971). Наиболее подробные данные о местонахождении Бурсука приведены в указанной нашей совместной работе с И. А. Ильинской. К настоящему времени, в результате обработки части коллекции, во флоре Бурсука установлены по морфологическим признакам следующие виды: *Osmunda heeri* Gaudin, *Morus danastrensis* Stephyrtza sp. n., *Smilax sagittifera* Heer var. *aculeata* Stephyrtza var. n., *Dioscorea moldavica* Stephyrtza sp. n., *Ulmus braunii* Heer, *U. miopumila* Hu et Chaney, *Zelkova zelkovifolia* (Ung.) Bůžek et Kotlaba, *Berberis bursukensis* Stephyrtza sp. n., *Mahonia kryshtofovichii* Stephyrtza sp. n., *Parrotia pristina* (Ett.) Stur, *Liquidambar europaea* A. Br., *Cercis kryshtofovichii* Usnadze, *Cercis* sp. cf. *C. griffithii* Boiss., *Acer angustilobum* Heer, *A. subcampestre* Goepp., *Vitis* sp. cf. *V. candicans* L., *Vitis* sp. n., *Ampelopsis* sp. cf. *A. aconitifolia* Bunge var. *palmiloba* (Carr.) Rehd. и *Epimedium* sp. n.

В настоящей работе изложены результаты параллельного исследования морфологических и анатомических признаков большей части остатков хвойных, а также *Buxus*, фитолейма которого была сразу же в поле помещена в глицерин, и остатка листа пальмы *Chamaerops* — одного из самых интересных родов флоры Бурсука.

Среди остатков листьев остатки хвойных редко встречаются во флоре Бурсука, найдено всего около 20 экземпляров при общем числе образцов около 800, однако по систематическому составу они разнообразны. Все хвойные были сначала определены по морфологическим признакам, а за-

тем определения были проверены сравнением анатомического строения эпидермы с современными видами. Результаты обоих методов совпали, что позволило вполне достоверно установить присутствие во флоре Бурсука *Pinus taedaeformis* (Ung.) Heer, *Sequoia langsdorfii* (Brongn.) Heer, *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, *Thuja* cf. *occidentalis* L. Из них относительно обильно представлена *Thuja* cf. *occidentalis* (7 отп.), примерно в 2 раза реже встречается *Pinus taedaeformis*, тогда как *Sequoia langsdorfii* и *Taxodium dubium* установлены по единственным отпечаткам.

Из них *Taxodium* был определен Негру (1969а, б) ранее во флоре Бурсука по остаткам побега как *Taxodium* sp., *Sequoia* по остаткам семян была установлена Негру (1969а, б) под названием *Sequoia* cf. *sempervirens* (Lamb.) Endl. Поскольку вид *S. langsdorfii*, установленный по остаткам побега, также близок к современной *S. sempervirens*, возможно, что за разными названиями остатков семян и побега скрывается один вид. Род *Pinus* был установлен по остаткам шишек (Негру, 1969б) и древесины (Шилкина, по Негру, 1969б), причем каждый метод установил присутствие во флоре Бурсука по одному виду из разных секций. Род же *Thuja* установлен во флоре Бурсука впервые.

Таким образом, проведенное исследование побегов хвойных обогатило флору Бурсука одним родом — *Thuja*, одной секцией рода *Pinus* и позволило определить до вида *Sequoia* и *Taxodium*. Все четыре вида хвойных впервые установлены в Молдавии, а *Thuja* cf. *occidentalis* в Бурсуке является второй находкой после Кодора для европейской части СССР (включая Кавказ).

Полученные данные по хвойным флоры Бурсука, кроме того, ценны и тем, что содержат сведения об анатомическом строении эпидермы установленных видов впервые не только для Молдавии, но и для прилегающих территорий, откуда хотя они и известны, но охарактеризованы только морфологически. Все близкие современные виды определенных нами хвойных являются компонентами лесов Северной Америки. Компонентом также мезофильных лесов Японии и Китая является современный вид, близкий к определенному нами *Buxus protojaponica* Tanai et Onoe. Негру (1969б) исследовал менее полные остатки листьев *Buxus* из Бурсука и определил их до рода, однако указал на близость с *B. microphylla* Siebold et Zucc. Бурсук — первое местонахождение этого вида в СССР и Европе. Его присутствие во флоре Бурсука указывает на то, что в сармате Европы *Buxus* был представлен не только видом, близким к современному *B. sempervirens* L., но и *B. protojaponica*. Определение *B. protojaponica* невозможно без изучения анатомического строения эпидермы.

Совершенно с иным типом современной растительности связан последний исследованный вид — *Chamaerops humilis* L. var. *fossilis* Kolak., близкий к *Ch. humilis* L. Современный *Ch. humilis* L. ограничен в своем распространении западным Средиземноморьем, где он входит в состав характерных ассоциаций из вечнозеленых кустарников или в вечнозеленый подлесок прибрежных лесов из *Pinus halepensis* Mill. Бурсук является вторым местонахождением этого вида в СССР после Кодора.

Как отмечалось ранее (Ильинская и Штефырца, 1971; Штефырца 1971) и что видно из приведенного в начале работы списка, флора Бурсука характеризуется наличием видов, близких к современным видам кустарниковых зарослей при доминировании видов, близких к современным видам мезофильных лесов. Хорошая сохранность остатков листьев свидетельствует о том, что в начале сармата в Бурсуке как те, так и другие виды произрастали очень недалеко друг от друга.

Все препараты эпидермы листьев были сделаны автором при консультации И. Н. Свешниковой, которая взяла на себя труд обучить этой трудоемкой методике, за что автор приносит ей глубокую благодарность. Работа выполнена под руководством И. А. Ильинской.

Pinus taedaeformis (Ung.) Heer

Табл. I, *2*; табл. II, *1*, *2* (*см. вклейки в конце номера*)

1859. *Pinus taedaeformis* Heer, Fl. tert. Helv., v. III, p. 160, t. CXLVI, fig. 10.
1852. *Pinites taedaeformis* Unger, Iconographia, p. 25, t. XIII, fig. 4.
1936. *Pinus taedaeformis* Pop, Pliozäne Flora von Borsec, p. 36, t. IV, fig. 8, 9.
1962. Givulescu, Foss. Fl. v. Valea Neagrâ, p. 134, t. XXV, fig. 17, 18; t. XXXV, fig. 211.
1968. Ильинская, Неоген. фл. Закарпатской обл., стр. 36, табл. XLIII, фиг. 11.

Голотип: отпечаток пучка хвой из гельвета Паршлуга, описанный и изображенный Унгером (Unger, 1852, l. c.).

Исследованные экземпляры: обр. 290—293.

Сохранились остатки четырех неполных пучков хвой. На большинстве из них имеется фитолейма. Хвои в пучке по три, длина хвои больше 10 см, полностью она нигде не сохранилась. Наибольшая длина сохранившейся части хвои 10.3 см (образец 292), наименьшая — 6.2 см (обр. 293); ширина хвои 1.5 мм. Длина влагалища пучка 8—9 мм (обр. 291 и 294). Местами на влагалище пучка под бинокуляром видны горизонтальные штрихи.

Описанные остатки очень близки по морфологическим признакам (ширина хвои и длина влагалища пучка) к таковым же, описанным из плиоцена Борсек (Pop, 1936, t. IV, fig. 8, 9). К *P. taedaeformis* наиболее близок североамериканский вид *P. taeda* L., который имеет такую же ширину и длину хвои и такой же длины влагалище. Виды с пучками из трех хвой встречаются не только в секции *Taeda* Spach, но виды из других секций характеризуются иным соотношением длины хвой и влагалища, по сравнению с *P. taedaeformis*. Что касается анатомических признаков, то, к сожалению, на препарате эпидермы получились только клетки (табл. III, *1*) и нет устьичного аппарата, необходимого для диагностики видов *Pinus*. Клетки по форме очень близки к клеткам современного *P. taeda* (экз. № 2651, Legit A. H. Curtiss, гербарий БИН), но отличаются от них несколько бóльшими размерами.

P. taeda (секция *Taeda* Spach) образует в Северной Америке леса по низменностям и по долинам рек. Другие палеоботанические методы не выявили остатков секции *Taeda* во флоре Бурсука. Негру (1969б) по остаткам шишек был обнаружен *P. salinarum* Partsh. из секции *Banksia* Mayr, а по остаткам древесины И. А. Шилкиной (Негру, 1969а, б) определен *Pinuxylon* sp. из секции *Cembra* Shaw.

В ископаемом состоянии *P. taedaeformis* обычен для миоценовых и плиоценовых флор. Во флорах, близких по возрасту и территории, этот вид обнаружен в плиоцене Ильницы (Закарпатье) и в нижнем панноне Валя Нягрэ (Румыния).

Sequoia langsdorfii (Brongn.) Heer[1]

Табл. I, *3*, *4*; табл. III, *2*

1855. *Sequoia langsdorfii* Heer, Fl. tert. Helv., v. I, p. 54, t. XX, fig. 2: t. XXI, fig. 4.
1828. *Taxites langsdorfii* Brongniart, Prodrome, p. 108, 208.
1931. *Sequoia langsdorfii*, Криштофович, Сарматская флора р. Крынки, стр. 8, табл. I, фиг. 4—11.
1959. Andreánszky, Sarmatische Fl. Ungarn, p. 54, t. IX, fig. 2.
1962. Givulescu, Foss. Fl. v. Valea Neagrâ, p. 136, t. XXXV, fig. 216—220.
1963. Свешникова, Атлас сем. *Sciadopityaceae* и *Taxodiaceae*, стр. 223, табл. IV, фиг. 9—18.

[1] Подробная синонимика этого вида приведена во флорах Крынки (Криштофович, 1931) и Закарпатья (Ильинская, 1968).

1968. Ильинская, Неоген. фл. Закарпатской обл. УССР, стр. 39, табл. XXX, фиг. 1—4; табл. XXXII, фиг. 4, 5, 7б; табл. XXXIII, фиг. 8.

Лектотип: отпечаток из аквитана Монода (Швейцария), изображенный Геером (Heer, 1855, t. XXI, fig. 4).

Исследованные экземпляры: обр. 294.

Вид представлен участком конечного побега около 6 см дл., на котором местами сохранилась фитолейма. Побег тонкий, немного более 1 мм толщины и 4.7 см дл., слегка дуговидно изогнутый. Листья плоские, 10—18 мм дл. и около 2 мм шир., линейные, расставленные, отходят от побега через интервал в 2—5 мм, прямые, реже слегка изогнутые. Основание листа клиновидное с почти не выраженным широким черешком, косо низбегающим по побегу. Верхушка суживается почти симметрично основанию или несколько быстрее его, острая с острым кончиком. Листья образуют с побегом угол 30—45°. Средняя жилка хорошо выраженная. Исследуемый побег наиболее близок к конечному побегу веточки, изображенному Геером на табл. XXI, фиг. 4а (средний побег), отличаясь более крупными листьями и их редким расположением на побеге.

Следует отметить, что описанный побег не очень типичен для *S. langsdorfii* своими расставленными листьями и небольшой толщиной побега. По этим признакам он обнаруживает сходство с *Taxodium dubium*. Однако присутствие следующих отличительных признаков подтверждает принадлежность его к роду *Sequoia*: наличие устьичных полосок по обе стороны средней жилки, суженное основание листьев, косо низбегающих по побегу. Наличие же на порослевых побегах *S. sempervirens* (Lamb.) Endl., растущей в оранжерее Ботанического сада АН СССР (№ 504), таких же тонких побегов с редко расставленными листьями, как и у исследуемого, указывает на то, что толщина побегов и густота листьев не являются строго выдержанными диагностическими признаками для *Sequoia*. Строение эпидермы листьев исследованного побега (табл. III, *2*) очень сходно со строением эпидермы листьев *S. langsdorfii*, описанным И. Н. Свешниковой из третичных отложений Башкирии (1963, стр. 223, табл. IV, фиг. 9—13), особенно с изображениями на фиг. 10—12, а также со строением эпидермы листьев из олигоцена Казахстана (1963, табл. IV, фиг. 16—17).

S. langsdorfii близка к современному виду *S. sempervirens* (Lamb.) Endl., распространенному в горах Калифорнии на высоте 600—900 м над ур. м., в зоне морских туманов.

Сравнение эпидермы листа из Бурсука (табл. III, *2*) с эпидермой оранжерейного экземпляра *S. sempervirens* (Ленинград, БИН АН СССР) (табл. III, *3*) также выявило большое сходство.

Негру (1969б) во флоре Бурсука установил по остаткам семян присутствие рода *Sequoia* того же родства под названием *Sequoia* cf. *sempervirens* (Lamb.). Весьма вероятно, что остатки побегов и семена принадлежат одному и тому же виду.

S. langsdorfii — вид, широко распространенный в третичное время. Он встречается в сармате Крынки, плиоцене Ильницы (Закарпатье) и в нижнем панноне Валя Нягрэ (Румыния).

Taxodium dubium (Sternb.) Heer[1]

Табл. I, *5—6*; табл. III, *4*

1855. *Taxodium dubium* Heer, Fl. tert. Helv., v. I, p. 49, t. XVII, fig. 5—15; t. XXI, fig. 3.

1824. *Phyllites dubius* Sternberg, Fl. d. Vorwelt, p. 37, 39, t. XXXVI, fig. 3.

1931. *Taxodium distichum miocenicum*, Криштофович, Сарматск. фл. Крынки, стр. 8, табл. I, фиг. 4—11.

---

[1] Подробная синонимика этого вида приведена во флорах Крынки (Криштофович, 1931) и Закарпатья (Ильинская, 1968).

1958. *T. dubium*, Колаковский, Первое дополнение к дуабской плиоценовой фл., стр. 323, табл. II, фиг. 8—10.
1963. Свешникова, Атлас сем. *Sciadopityaceae* и *Taxodiaceae*, стр. 224, табл. IX, фиг. 1—6.
1968. Ильинская, Неоген. фл. Закарпатской обл., стр. 40, табл. XXV, фиг. 1, 2; табл. XXX, фиг. 6, 7; табл. XXXI, фиг. 8, табл. XXXIII, фиг. 7.
1968. Штефырца, Новые данные о флоре раннего сармата Молдавии, стр. 52.
1969. *Taxodium* sp. Негру, Миоценовая фл. с. Бурсук в Молдавии, стр. 1728.

Голотип: отпечаток побега из миоцена Билины, изображенный Штернбергом (Sternberg, 1824, l. c.).

Исследованные экземпляры: обр. 295.

Вид представлен конечным побегом около 4 см дл., листья сохранились в виде фитолейм. Побег тонкий, менее 1 мм толщ. и 2.8 см дл., слегка дуговидно изогнутый. Листья плоские, короткие, 5—10 мм дл. и 1.2 мм шир., линейные, сохраняют свою ширину до самой верхушки. Основание листа округло-клиновидное или округлое, черешок короткий или почти не выражен, тонкий, низбегает вдоль по побегу, верхушка острая с тупым или коротким острым кончиком. Средняя жилка тонкая, хорошо выраженная. Листья образуют с побегом угол 45—55°.

От голотипа описанный побег отличается более быстро уменьшающимися размерами листьев на конце побега и более быстро суживающейся тупой верхушкой листьев; по своим морфологическим признакам он отличается от ранее описанных более частым расположением листьев и быстрым сужением верхушки, тогда как почти на всем протяжении пластинки ширина ее почти не меняется. Однако на живых экземплярах *T. mucronatum* Ten. (№ 11391) и *T. distichum* (L.) Rich. (№ 648) в оранжерее Ботанического сада АН СССР конечные побеги по строению очень сходны с побегом из Бурсука. Большое сходство обнаруживает изученный побег по строению эпидермы листа (табл. III, *4*) с таковыми, описанными И. Н. Свешниковой из миоцена Белого Яра на р. Тым (1963, стр. 224, табл. IX, фиг. 4).

К *T. dubium* близки два современных вида: *T. distichum* (L.) Rich., произрастающий по болотам и берегам рек на юге США, и *T. mucronatum* Ten., произрастающий в горах Мексики. Сравнение эпидермы *T. dubium* из Бурсука (табл. III, *4*) с эпидермой *T. mucronatum* (Ленинград, БИН АН СССР, оранжерея) (табл. III, *5*), выявило большое их сходство.

Ранее из Бурсука был известен (Негру, 1969а, б) остаток веточки, определенной до рода — *Taxodium* sp. Находка исследованного побега позволяет найденный ранее фрагмент также отнести к *T. dubium*, поскольку он имеет такой же тонкий побег, тесно расположенные и отходящие под тем же углом от побега листья, которые сохраняют свою ширину почти до верхушки.

В ископаемом состоянии этот вид широко известен в северном полушарии. Во флорах, близких по возрасту и территории, *T. dubium* (Sternb.) Heer обнаружен в сармате Крынки, плиоцене Ильницы и Великого Раковца (Закарпатье) и в Румынии.

Thuja cf. *occidentalis* L.

Табл. I, *1*, *8*; табл. IV, *1*

1912. *Thuja* sp. cf. *Thuja occidentalis* Laurent, Fl. foss. Menat, p. 69, fig. 28, 29.
1929. *Thuja occidentalis*, Stojanoff u. Stefanoff, Beitr. Kenntn. d. Pliozänflora v. Sofia, p. 24, t. III, fig. 9, Textabl. 5, fig. 1.
1934. *Thuja* sp. aff. *T. occidentalis*, Stojanoff u. Jordanoff, Weitere Mater. z. Kenntn. d. foss. Fl. d. Pliozäns Kurilo, p. 6, t. III, fig. 4; t. IV, fig. 12—14.

1951. *Thuja occidentalis*, Колаковский, Предварительные данные о находке плиоцен. фл. в Зап. Грузии, стр. 408, рис. 2.
1952. Колаковский, Плиоценовая фл. Сухуми, стр. 88, табл. I, рис. 3а, б.
1954. Колаковский, Плиоценовая фл. Меоре Атара, стр. 218, табл. I, рис. 7.
1958. Колаковский, Первое дополнение к дуабской плиоценовой фл., стр. 319, табл. III, фиг. 6—8.
1962. *Thuja* cf. *occidentalis*, Givulescu, Foss. Fl. v. Valea Neagrâ, p. 136, t. 25, fig. 37—39; t. 36, fig. 227, 228.
1964. Колаковский, Плиоценовая фл. Кодора, стр. 27, табл. I, фиг. 15, 16.

Исследованные экземпляры: обр. 319—325.

В коллекции этот вид представлен почти целой веточкой около 7.5 см дл., с побегами трех порядков и менее полными остатками еще шести веточек. На всех семи образцах сохранилась фитолейма. Листья чешуевидные, двух типов; боковые листья около 2 мм дл. и 1 мм шир. (наибольшая ширина в нижней части), накрест супротивные, продолговато-ланцетные, с острой, загнутой внутрь верхушкой и слегка выпуклой спинкой, плоскостные листья почти ромбические, со слегка заостренной тупой верхушкой, на некоторых видны следы железок.

Описанные экземпляры по форме листьев очень близки к описанным из нижнего паннона Валя Нягрэ (Румыния) и плиоцена Кодора. Стоянов и Йорданов (Stojanoff u. Jordanoff, 1934) приводят этот вид из плиоцена Курило под указанным названием, однако в тексте описания считают возможным относить его к особому виду — *T. europaea* Stoj. et Jord., основываясь на отсутствии следов железок на плоскостных листьях и притупленности кончиков боковых листьев. При сравнении остатков из Бурсука с изображениями остатков из Курило обнаруживается полное их сходство. Отмеченные признаки у остатков листьев, возможно, являются следствием плохой сохранности материала из Курило.

Как по морфологическим, так и по анатомическим признакам (табл. IV, *1*), описанные листья близки к листьям современного североамериканского вида *Thuja occidentalis* L. (Ленинград, БИН АН СССР, оранжерея; табл. IV, *2*).

T. occidentalis — вечнозеленое хвойное дерево, произрастает в восточной части Сев. Америки, в зоне хвойных и хвойно-широколиственных лесов. Образует большие чистые насаждения, а также растет в смеси с *Abies balsamea* (L.) Mill., *Picea mariana* (Mill.) B. S. P., *Fraxinus nigra* Marsh., *Larix laricina* (Du Roi) C. Koch, *Betula lutea* Michx., *Picea glauca* (Moench) Voss, *Acer rubrum* L.

По сравнению с другими хвойными из флоры Бурсука *Thuja* cf. *occidentalis* в ископаемом состоянии встречается относительно редко. В Европе и на Кавказе известно всего несколько находок этого вида, из них наиболее древняя из верхнеэоценовой (по Питону) флоры Menâ во Франции, а остальные из плиоцена восточного Средиземноморья: Кодор, Валя Нягрэ, долина Софии, Курило.

Chamaerops humilis L. var. ***fossilis*** Kolak.

Табл. I, *7*; табл. IV, *3*

1964. *Chamaerops humilis* L. var. *fossilis*, Колаковский, Плиоцен. фл. Кодора, стр. 34, табл. V, фиг. 1.
1968. *Chamaerops* sp., Штефырца, Новые данные о флоре раннего сармата Молдавии, стр. 51.

Исследованные экземпляры: обр. 329 с противоотпечатком 329а.

Вид представлен отпечатком с противоотпечатком центральной части пластинки с частью черешка. Пластинка веерная (длина сохранившейся части пластинки 10.5 см), судя по соотношению ширины сегментов и их длины у современного *Chamaerops humilis*, полная длина пластинки была около 20 см. Гребень отсутствует. На границе пластинки и черешка отчетливо видна выпуклая линия. Края пластинки расходятся под

углом около 170°. Сегменты в числе 12 с параллельными краями, в верхней части их ширина достигает 1.2 см. Кроме средней, довольно толстой жилки сегмента с каждой стороны ее проходят 7 более тонких вторичных жилок. Местами видны тонкие, короткие, поперечные жилки, перпендикулярные вторичным. Черешок 7 мм ширины, в верхней части расширенный до 9 мм (длина сохранившейся части 4.3 см), выпуклый, местами с разрушенным краем. По краю черешка местами сохранились мелкие, частые, треугольные, тупые шипы. Отсутствие гребня, выпуклость черешка, наличие выпуклой линии в основании пластинки дают возможность предполагать, что исследованный отпечаток и противоотпечаток принадлежат нижней стороне листа. Форма и размер пластинки,

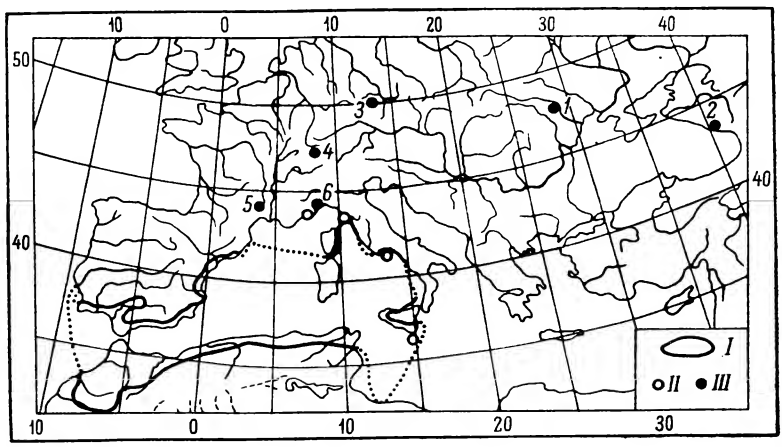


Рис. 1. Область распространения *Chamaerops humilis* L. и местонахождения близких к нему ископаемых видов.

I — современный ареал *Ch. humilis* L.; *II* — районы, где *Ch. humilis* вымер в историческое время; *III* — ископаемые находки *Chamaerops*: *1*, *2* — *Ch. humilis* L. var. *fossilis* Kolak.: *1* — Бурсук, н. сармат; *2* — Кодор, н. плиоцен; *3* — *Ch. kutschlinica* Ett. — Кучлин (Kutschlin) в. олигоцен; *4* — *Ch. helvetica* Heer — Уцнах (Utznach) и Боллиген (Bolligen) н. миоцен (бурдигал); *5* — *Ch. celasensis* Laur. — Селас (Célas) н. олигоцен; *6* — *Ch. ligustica* (Squin) Princ. — Санта-Джустина (Santa-Guistina), в. олигоцен. За исключением точек 1, 2 по Бегино (Beguinot, 1938).

наличие черешка сближают описываемый лист с листом из плиоцена Кодора (Колаковский, 1964), от которого лист из Бурсука отличается вдвое меньшим числом сегментов, меньшим углом расхождения краев пластинки и хорошо заметными шипами на черешке.

Геер (Heer, 1855) первым, как отмечает А. Л. Тахтаджян (1958), описал достоверный третичный вид *Chamaerops* — *Ch. helvetica* Heer. Но этот вид из нижнего миоцена (бурдигала) Уцнаха и Боллигена отличается от остатка из Бурсука бóльшим размером пластинки, бóльшей шириной сегментов и более толстым черешком. Бегино (Beguinot, 1938) в сводке по распространению *Chamaerops humilis* L. приводит еще несколько остатков, близких к *Ch. humilis* L.: *Ch. celasensis* Laur. из нижнего олигоцена Франции (Célas), *Ch. kutschlinica* Ett. из верхнего олигоцена Чехословакии (Kutschlin) и *Ch. ligustica* (Squin.) Princ. из верхнего олигоцена Италии (S^{ta} Guistina).

Ch. celasensis по ширине черешка ближе всего к *Ch. helvetica*, остальные два вида установлены по неполным остаткам, не позволяющим провести с ними сравнение листа из Бурсука.

С листьями современного средиземноморского вида *Ch. humilis* изученный лист близок по форме и размеру пластинки, ширине сегментов и черешка, отсутствию гребня, однако отличается мелкими, более частыми тупыми треугольными шипами на черешке.

Эпидерма ископаемого листа (табл. IV, *3*) и современного *Ch. humilis* (Ленинград, БИН АН СССР, оранжерея; табл. IV, *4*) обнаруживает боль-

шое сходство; небольшие же различия в размерах клеток, возможно, обусловлены тем, что препарат эпидермы современного листа изготовлен по материалу из оранжереи. Современный *Ch. humilis* L. —кустарниковая веерная пальма, характерная для западного Средиземноморья (рис. 1), достигает максимума своего распространения на Пиренейском полуострове. Ареал пальмы *Chamaerops* ограничен теплой зоной юго-восточной и южной литорали, лишь в отдельных точках горной террасы (Serrania de Ronda) заходит в нижнюю горную зону. *Ch. humilis* входит в состав характерных ассоциаций («пальмитовая гарига», «пальмитовая формация», «гарига», «монте байо») из вечнозеленых кустарников. Для Андалузии, например (Willkomm, 1896), характерны непрерывные формации «монте байо» на равнинах; они образованы 70 видами вечнозеленых кустарников и полукустарников, господствуют *Chamaerops humilis* L., *Ephedra fragilis* Desf., *Rosmarinus officinalis* L., *Erica scoparia* L., *Olea europaea* var. *oleaster* DC., *Phillyrea angustifolia* L., *Cytisus candicans* (L.) DC., *Myrtus communis* L. В прибрежных лесах из *Pinus halepensis* Mill. пальма *Chamaerops* входит в состав вечнозеленого подлеска из *Quercus coccifera* L., *Myrtus communis* L., *Juniperus macrocarpa* Sibth., *Ruscus aculeatus* L., *Daphne gnidium* L., *Pistacia lentiscus* L.

Buxus protojaponica Tanai et Onoe

Табл. II, *3—7*, рис. 2, *а*

1961. *Baxus protojaponica*, Tanai et Onoe, Mio-Pliocene fl. from the Ningyo-Toge Area, p. 46, t. XIV, fig. 5.
1937. *B. japonica* Muell. Arg. Miki, Plant foss. from Stegodon Beds, p. 320, fig. 7 A—B.
1941. Miki, On the change of fl. in Eastern Asia since Tertiary Period (1) p. 281, fig. 16D.
1961. Suzuki, Important a. characteristic Pliocene a. Miocene species from the Tohoku District, p. 77, t. XVI, fig. 11—13.
1961. *B. protojaponica*, Tanai, Neogene fl. change in Japan, p. 354, t. XXV, fig. 6.
1963. Hizioka, The Utto fl. of Northern Honshu, p. 206, t. XXXVI, fig. 1, 1a.
1969б. *Baxus* sp. Негру, Миоцен. фл. с. Бурсук в Молдавии, стр. 1729, 1733.

Тип: отпечаток из миоцена—плиоцена Японии (Onbara), изображенный Танаи и Оное (Tanai et Onoe, 1961, t. XIV, fig. 5) и Танаи (Tanai, 1961, t. XXV, fig. 6), изображение в первой работе более качественное.

Исследованные экземпляры: обр. 326—328.

Рассматриваемый вид представлен в коллекции тремя почти полными листьями; два из них являются фитолеймами, хранящимися в глицерине, а третий — отпечатком, на котором местами сохранилась фитолейма. Черешки не сохранились. На листьях обр. 326, 327 хорошо видны округлые, черные точки (очевидно, листья поражены грибом).

Листья продолговато-эллиптические (1.8 см дл. и 0.6 см шир.) или широкоовальные (0.9 см дл. и 0.6 см шир.), слегка асимметричные. Наибольшая ширина несколько выше или ниже середины листа. Основание округлое или округло-клиновидное. Верхушка закругленная, тупая, с едва заметной выемкой. Край цельный. Главная жилка довольно толстая, в верхней части листа утончающаяся. Вторичные жилки хорошо видны, тонкие, частые, почти супротивные, в числе 10—18 пар, почти параллельные или слегка изогнутые, отходящие под углом 50—70°, сильно ветвистые, обычно дихотомирующие вблизи главной жилки или у края. У края пластинки их окончания сливаются в краевую довольно сильную жилку, идущую параллельно краю. Клетки верхней эпидермы (табл. II, *6*) 5—7-угольные с прямыми или слегка изогнутыми стенками, часто изодиаметрические, длиной 25—55.6 μ и шириной 18.2—36.4 μ. Клетки нижней эпидермы (табл. II, *7*) примерно такой же формы, как на верхней, но немного мельче: 26—39 μ дл. и 20.8—31.2 μ шир. Устьичный аппарат аномоцитный: замыкающие клетки окружены 6—9 клетками эпидермы. Устьица 31.2—41.6 μ дл. и 30.9—39 μ шир., располагаются одиночно. Эпидермальные стенки замыкающих клеток утолщенные, поровые заметные. Внешний устьичный выступ образует массивный округлый ободок вокруг устьичной щели. Устьичные полюсы слабовыемчатые или усеченные. Расстояние между отдельными

устьицами меняется в широком диапазоне от 27 μ до 145 μ. Число устьиц на 1 мм² — 62.

По форме и величине, по форме верхушки и характеру жилкования, листья *B. protojaponica* из Бурсука очень близки к типу вида, отличаются только более округлым основанием пластинки. Также очень близки они как по морфологическим, так и по анатомическим признакам к листьям из верхнего плиоцена (Stegodon Beds), описанным и изображенным Мики (Miki, 1937, fig. 7, A—B). Вид близок к современному японскому виду *B. microphylla* Siebold et Zucc., произрастающему в горах вдоль рек.

В гербарных материалах БИНа этот вид представлен несколькими разновидностями. Ископаемые листья обнаруживают близкое сходство как по морфологическим особенностям, так и по анатомическим при-

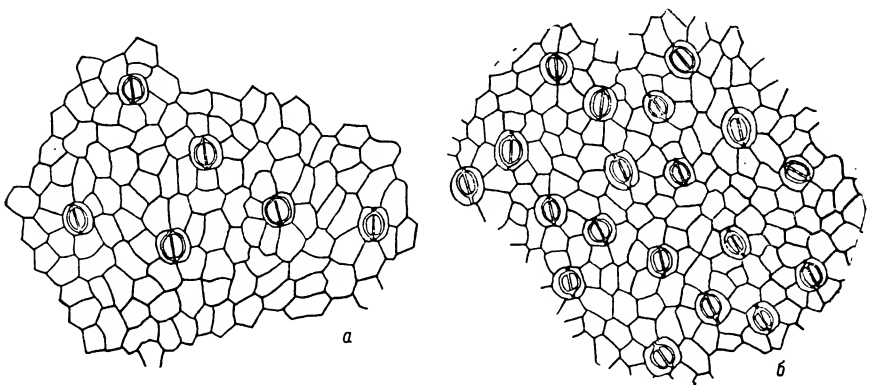


Рис. 2. Нижняя эпидерма *Buxus protojaponica* Tanai et Onoe (*а*) и *Buxus microphylla* Siebold et Zucc. var. *japonica* Rehd. et Wils (*б*), (№ 1702, 1958, Coll. M. Tozasi et N. Satomi, гербарий БИН).

знакам с *B. microphylla* Siebold et Zucc. var. *japonica* Rehd. et Wils. (рис. 2). Они очень близки по форме и размерам клеток эпидермы и устьиц, отличаясь числом устьиц на 1 мм²: у ископаемого — 62, а у *B. microphylla* var. *japonica* — 113. Остатки *Buxus* во флоре Бурсука были впервые обнаружены Негру. Он исследовал два неполных листа как морфологически, так и анатомически. Их морфологические и анатомические особенности полностью совпадают с особенностями листьев, исследованными нами. Негру определил исследованные им листья только до рода, указав, однако, на их сходство с современными *B. microphylla* Siebold et Zucc. Повторная находка листьев *Buxus* в Бурсуке и их лучшая сохранность позволила определить *Buxus* флоры Бурсука до вида.

Из современных средиземноморских видов к *B. protojaponica* по морфологии листьев и строению эпидермы несколько ближе *B. colchica* Pojark. Эпидермальное строение листьев *B. colchica* отличается от исследованных меньшими размерами и формой клеток, меньшими размерами устьиц и в 2 раза бóльшим числом устьиц на 1 мм² (140).

К Бурсуку наиболее близко подходит ареал *B. sempervirens* L. Однако от него *B. protojaponica* отличается более мелкими листьями с гладкой поверхностью, с узкой закругленной тупой верхушкой. По строению эпидермы этот вид еще дальше от исследованного, чем *B. colchica*; у него клетки эпидермы и устьица еще меньше и форма их еще больше отличается от *B. protojaponica*, хотя по числу устьиц на 1 мм² (84) этот последний ближе всего к исследованному. С *B. balearica* Lam. еще меньше сходства, поскольку у последнего очень крупные листья с хорошо выраженной морщинистостью, почти такие же мелкие клетки эпидермы, как у *B. sempervirens* и в 2 раза больше устьиц на 1 мм² (137).

Бурсук пока единственное местонахождение в Европе *Buxus protojaponica,* все остальные находки ископаемых остатков листьев *Buxus*

сближаются с *B. sempervirens*. Для находок из плиоцена Франкфурта на Майне (Mädler, 1939) и Виллерсгаузена (Straus, 1969) анатомические исследования эпидермы подтвердили близость их именно с этим видом. Морщинистость поверхности листа из сармата Крынки также указывает на близость его с *B. sempervirens*.

Плохая сохранность образца (наличие только контура листа и главной жилки) не позволяют уточнить систематическое положение отпечатка из среднего сармата Линкан, который был определен А. Н. Криштофовичем (1912) как ? *Buxus sempervirens* L.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. и А. Г. Негру. (1970а). О плодах *Eucommia* из неогеновых отложений СССР. ДАН СССР, 193, 4, геол. сер. — Дорофеев П. И. и А. Г. Негру. (1970б). О семенах *Eoeuryale* Miki из неогеновых отложений СССР. ДАН СССР, 190, 3, геол. сер. — Дорофеев П. И. и А. Г. Негру. (1970в). О плодах рода *Myrica* L. из миоценовых отложений Украины и Молдавии. Укр. бот. ж., 27, 4. — Ильинская И. А. (1968). Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. — Ильинская И. А. и А. Г. Штефырца. (1971). Ископаемые *Smilacaceae* и *Dioscoreaceae* из миоцена Молдавии. Бот. ж., 56, 2. — Колаковский А. А. (1951). Предварительные данные о находке плиоценовой флоры в Зап. Грузии. Бот. ж., 36, 4. — Колаковский А. А. (1952). Плиоценовая флора Сухуми. Тр. Сухумск. бот. сада, VII. — Колаковский А. А. (1954). Плиоценовая флора Меоре-Атара. Тр. Сухумск. бот. сада, VIII. — Колаковский А. А. (1958). Первое дополнение к дуабской плиоценовой флоре. Тр. Сухумск. бот. сада, XI. — Колаковский А. А. (1964). Плиоценовая флора Кодора. — Криштофович А. Н. (1912). Новые находки молодой третичной и послетретичной флоры в южной России. Зап. Новоросс. общ. естествоисп., XXXIX. — Криштофович А. Н. (1931). Сарматская флора с р. Крынки. Тр. Главн. геол. упр., 93. — Негру А. Г. (1966). О новом местонахождении сарматской флоры в Молдавии (предварительное сообщение). Матер. науч. конф. по итогам исследов. работ за 1965 год, Кишинев. — Негру А. Г. (1967). К изучению бугловской флоры Молдавии. Матер. V конф. молодых ученых Молдавии, Кишинев. — Негру А. Г. (1968). Ископаемые плоды *Ruppiaceae* и *Potamogetonaceae* из бугловских отложений Молдавии. Бот. ж., 53, 9. — Негру А. Г. (1969а). О систематическом положении миоценовых остатков *Carpinus* в Молдавии. Бот. ж., 54, 5. — Негру А. Г. (1969б). Миоценовая флора села Бурсук в Молдавии. Бот. ж., 54, 11. — Негру А. Г. (1970). О находке остатков плодов *Olea* L. в миоценовых отложениях Молдавии. ДАН СССР, 190, 4, геол. сер. — Свешникова И. Н. (1963). Атлас и определитель современных и ископаемых представителей семейств *Sciadopityaceae* и *Taxodiaceae* на основании строения эпидермы листьев. Тр. БИН АН СССР, сер. 8, IV. — Тахтаджян А. Л. (1958). К систематике третичных веерных пальм СССР. Бот. ж., 43, 12. — Штефырца А. Г. (1968). Новые данные о флоре раннего сармата Молдавии. Матер. науч. конф. по итогам исслед. работ за 1967 год (секция физиологии человека и животных, зоологии и ботаники). Кишинев. — Штефырца А. Г. (1971). Новые виды *Morus*, *Berberis* и *Mahonia* из миоцена Молдавии. Палеонт. ж., 2. — Andreánszky G. (1959). Die Flora der sarmatischen Stufe in Ungarn. — Beguinot A. (1938). Die Verbreitung der *Chamaerops humilis* L. (lebend und fossil). Die Pflanzenareale, R. 4, Heft 6. — Brongniart A. (1828). Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles. — Engelhardt H. u. F. Kinkelin. (1908). Oberpliocäne Flora und Fauna des Untermaintales. Abh. d. Senkenbergischen Naturforsch. Gesellsch., XXIX. — Ettingshausen C. (1866). Die fossile Flora des Tertiärbeckens von Bilin. I Theil. Denkschr. d. math.-nat. Cl. d. k. Acad. Wissensch., XXVI. — Givulescu R. (1962). Die fossile Flora von Valea Neagrâ, Bezirk Crisana, Rumänien. Paleontographica, CX, Abt. B. — Heer O. (1855). Flora tertiaria Helvetiae, I. — Heer O. (1859). Flora tertiaria Helvetiae, III. — Huzioka K. (1963). The Utto flora of Northern Honshu. Tertiary floras of Japan. Miocene floras. — Laurent L. (1899). Flora des calcaires de Célas. — Laurent L. (1912). Flora fossile des chistes de Menat (Puy-de-Dome). Ann. Mus. Hist. Nat. de Marseille. Géologie, XIV. — Mädler K. (1939). Die pliozäne Flora von Frankfurt am Main. Abh. der. Senckenbergischen Naturforsch. Gesselsch., № 446. — Miki S. (1937). Plant fossils from the Stegodon Beds and the Elephas Beds near Akashi. Jap. Journ. Bot., VIII. — Miki S. (1941). On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary period. Jap. Journ. Bot., XI. — Pop E. (1936). Die pliozäne Flora von Borsec (Ostkarpathen). Contrib. Bot. Univ. Cluj, VIII. — Principi P. (1915). Synopsis della flora fossile oligocenica di Sta Giustina e Sassello in Liguria. Atti. soc. ligustica sci. nat. e geogr., ann. XXV, 25, 3. — Principi P. (1921). Nuovo contributo albo studio delle Tallofite, Pteridofite, Gimnosperme e Monocotiledoni fossili del giacimento oligocenico di Santa-Giustina e Sassello in Liguria. Mem. alla descrizione della carta geologica d'Italia, VII. — Sternberg G. (1821—1938). Versuch einer geognostischbotanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. — Stojanoff N. u. B. Stefanoff. (1929). Beitrag zur Kenntnis der Pliozänflora der Ebene von Sofia. Zeitschr. Bulgar. Geol. Gesselsch., Jahrg., II, 3. — Stefa-

noff B. u. D. Jordanoff. (1934). Weitere Materialen zur Kenntnis der fossilen flora des Pliozäns bei dem Dorfe Kurilo (Bez. Sofia). Годишник на Соф. Унив.. XIII. — Straus A. (1969). Beiträge zur Kenntnis der Pliozänflora von Willershausen (VI). Argumenta Paleobotanica, 3. — Suzuki K. (1961). The important and characteristic Pliocene and Miocene species of Plants from the southern part of the Tohoku District, Japan. — Tanai T. (1961). Neogene floral change. Japan Journ. as. Sci. Hokkaido Univ., Ser. 4, Geol.-Miner., XI. — Tanai T. a. T. Onoe. (1961). A Mio-Pliocene flora from the Ningyo-Tode arey on the border between Tottori and Okayama prefectures. Japan. Geol. surw. of Japan. Rep. 187. — Tanai T. a. N. Suzuki. (1963). Miocene floras of Southwestern Hokkaido, Japan. Tertiary floras of Japan. — Unger F. (1852). Iconographia plantarum fossilium. Denkschr. d. math.-nat. Cl. d. k. Akad. Wissensch., Wien, IV. — Willkomm M. (1896). Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel. Vegetation der Erde, I.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 IV 1971).

SUMMARY

Morphological and anatomical study of remnants of coniferous shoots and of leaves of the genera *Buxus* and *Chamaerops* made possible to determine *Pinus taedaeformis* (Ung.) Heer, *Sequoia langsdorfii* (Brongn.) Heer, *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, *Thuja* cf. *occidentalis* L., *Buxus protojaponica* Tanai et Onoe and *Chamaerops humilis* L. var. *fossilis* Kolak. in the flora of Bursuk. This complemented its coniferous composition, established by means of paleocarpological analysis, (Negru, 1969), with the genus *Thuja*, with one more section of *Pinus* and species *Sequoia langsdorfii* and *Taxodium dubium*. For the genus *Buxus* the species has been determined, and *Chamaerops humilis* L. var. *fossilis* Kolak. was for the first time discovered in Moldavia and its finding in Bursuk is the second for the Soviet Union. This species is of special interest because it is similar to the contemporary *Ch. humilis* L., a characteristic element of evergreen shrub formations of West Mediterranean coast. All the rest species listed above are connected with elements of mesophytic forests.

УДК 581.19 : 633.885

А. А. Титлянова

О ХИМИЧЕСКОМ ЭЛЕМЕНТАРНОМ СОСТАВЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ARTEMISIA*

A. A. TITLYANOVA. ON THE CHEMICAL ELEMENTARY COMPOSITION OF SOME *ARTEMISIA* SPECIES

При изучении элементарного химического состава организмов как их систематического признака используется степень различия в химическом составе сравниваемых видов. Для количественного сравнения по совокупности элементов вводится специальная мера различия ρ. С помощью ρ на химических анализах шести видов полыни, произрастающих в одних и тех же и разных биогеоценозах, показано, что совокупность концентраций элементов: Si, K, Ca, Mg, Na, Cl является комбинативным видовым признаком.

В. И. Вернадский и А. П. Виноградов высказали и развили мысль, что химический элементарный состав организмов является их систематическим (видовым) признаком (Вернадский 1922, 1928, 1930; Виноградов 1932, 1963). По Вернадскому, элементарный химический состав есть совокупность всех химических элементов, входящих в состав организма. Тогда мы можем рассматривать химический состав организма как комбинативный признак, представляющий собой совокупность элементарных признаков (в данном случае слово элементарный употребляется в смысле «простой», «исходный»). Под элементарным признаком будем понимать концентрацию каждого отдельного элемента, а под значением признака значение концентрации данного элемента. Изменение элементарного химического состава есть изменение значения любого признака из совокупности, т. е. изменение концентрации хотя бы одного элемента, входящего в состав организма.

Будем считать комбинативным систематическим признаком совокупность концентраций таких химических элементов, концентрации которых различаются при переходе от одних систематических единиц к другим и различия эти тем больше, чем выше ранг сравниваемых таксонов. Комбинативным видовым признаком будет совокупность концентраций таких химических элементов, концентрации которых различаются при переходе от вида к виду внутри рода, причем видовые различия должны быть больше, чем различия внутривидовые, связанные с индивидуальной изменчивостью организмов или экологическими условиями их местообитания. Комбинативным экологическим признаком назовем совокупность концентраций таких химических элементов, концентрации которых различаются у вида (или таксона более высокого ранга) при изменении экологических условий его существования.

В настоящее время для растений установлено много фактов, подтверждающих идею В. И. Вернадского и А. Н. Виноградова, что элементарный химический состав организмов является их систематическим признаком.

1. Установлены некоторые комбинативные признаки для таксонов высокого ранга (не ниже семейства), т. е. найдены четкие различия по совокупности концентраций элементов. Например, высокое содержание калия и фосфора в плесневых грибах при исключительно низком содержании кальция (Фостер, 1950); высокое содержание калия и кальция в бобовых

при низком содержании серы и кремния; высокое содержание калия, кальция и магния в гречишных при низком содержании кремния и серы; высокое содержание кремния и калия в злаках при низком содержании кальция и т. д. (Ковда, 1956; Родин и Базилевич, 1965; Перельман, 1966).

2. Установлены некоторые элементарные систематические признаки. Например, показано, что каждый таксон бобовых (из изученных 402 видов) характеризуется некоторой определенной величиной содержания азота в семенах (Благовещенский и др., 1967).

3. Найдено достаточно много элементарных признаков на уровне рода и вида. Например, специфически высокое содержание Na и Cl в родах *Salicornia, Suaeda, Atriplex*; Al в роде *Symplocos*; Mo в родах *Vicia, Trifolium*; Mn в роде *Betula*; Li в некоторых видах *Lycium* (например, *L. ruthenicum*); Ni в *Alyssum biovulatum* и т. д. (Рипп и Ездакова, 1960; Виноградов, 1963; Родин и Базилевич, 1965; Алексеева-Попова, 1969; Власюк, 1969).

Однако наряду с такими различиями в химическом составе растений, которые могут быть отнесены к различиям систематического плана, существуют различия экологические. Известно, что у одного и того же вида содержание отдельных элементов различно в разных биогеоценозах. Это показано на примере калия (Wehunt, Purvis, 1953), натрия, хлора, серы (Базилевич, 1965), кальция (Олсен, 1964), радия (Ковалевский, 1966) и т. д.

Экологические различия накладываются всегда на различия систематические, и это наложение затрудняет выделение комбинативных признаков. Отметим также, что у двух видов одного рода различия по концентрации каждого отдельного элемента могут быть незначительны, но сумма различий по совокупности концентраций элементов может быть существенной и видоразделяющей. В связи с этим для количественного сравнения по совокупности элементов необходимо найти какую-то меру, позволяющую однозначно оценивать различия в химическом составе растений данного вида и различия между видами или таксонами более высокого ранга.

В качестве такой меры различия химического состава двух любых сравниваемых растений можно выбрать следующее выражение (Василевич, 1969)

$$\rho = \frac{\sum_{k=1}^{n} \left| \alpha_k^{(1)} - \alpha_k^{(2)} \right|}{\sum_{k=1}^{n} \alpha_k^{(1)} + \sum_{k=1}^{n} \alpha_k^{(2)}}, \qquad (1)$$

где $\alpha_k^{(1)}$ — содержание определенного химического элемента в первом растении, $\alpha_k^{(2)}$ — содержание этого же элемента во втором растении, $\sum_{k=1}^{n} \alpha_k^{(1)}$ — сумма содержаний всех интересующих нас элементов в первом растении, $\sum_{k=1}^{n} \alpha_k^{(2)}$ — сумма содержаний тех же элементов во втором растении.

Приведем пример. Мы хотим установить меру различия в химическом составе двух растений для совокупности шести элементов. Если содержание элементов в процентах на сухой вес

	Si	K	Ca	Mg	Na	Cl	$\sum_{k=1}^{n} \alpha_k$
в первом растении:	0.54	1.20	0.45	0.23	0.13	0.24	2.79,
во втором растении:	0.82	0.90	0.40	0.25	0.10	0.30	2.77,
то $(\alpha_k^{(1)} - \alpha_k^{(2)})$ равны[1]:	0.28	0.30	0.05	0.02	0.03	0.06	

и $$\rho = \frac{0.28 + 0.30 + 0.05 + 0.02 + 0.03 + 0.06}{2.79 + 2.77} = 0.13$$

[1] Соответственно выражению (1) берется абсолютное значение разности концентраций.

В пользу выбора выражения (1) в качестве меры для оценки степени различия двух сравниваемых по химическому составу растений можно привести следующие соображения.

1. Величина ρ зависит от процента содержания химических элементов в сравниваемых растениях так, что когда химические составы полностью совпадают, то $\rho = 0$; чем больше разница между составами, тем больше ρ; когда сравниваемые растения не имеют ни одного общего химического элемента, то $\rho = 1$.

2. Выражение (1) удобно для расчета и его практическое применение в подобных задачах, требующих введение меры степени различия (например, в задачах распознавания образов; Васильев, 1969), давало хорошие результаты, в том числе и в работах по количественной таксономии (Ducker и др., 1965; Williams, Lance, 1965).

3. Если свойства, указанные в пункте 1, сформулировать в качестве математических требований (аксиом) к выбираемой мере степени различия, то оказывается, как это было показано И. Б. Погожевым (Ковалевская и др., 1970), что такая мера определяется в известном смысле единственным образом. Последнее означает, что все остальные меры, которые в принципе можно выбрать, удовлетворив сформулированным требованиям, будут давать качественно тот же результат при сравнении между собой нескольких растений, что и наиболее простая мера, определяемая выражением (1).

4. Для количественной оценки среднего различия в химическом составе внутри какой-либо совокупности из n растений можно ввести среднюю меру различия

$$\bar{\rho} = \frac{\rho_1 + \rho_2 + \ldots + \rho_{n\,(n-1)/2}}{n\,(n-1)/2}, \qquad (2)$$

где ρ_1, ρ_2 и т. д. — индивидуальные меры различия между всеми парами из совокупности n растений; $\frac{n\,(n-1)}{2}$ число сочетаний из n по 2.

Например, мы имеем 5 образцов растений какого-либо вида из определенного биогеоценоза. По формуле (1) вычислим индивидуальные меры различия для каждой пары растений. Число полученных ρ будет равно 10. $\bar{\rho} = \frac{\rho_1 + \rho_2 + \ldots + \rho_{10}}{10}$ будет характеризовать среднюю меру различия в химическом составе растений какого-либо вида в определенном биогеоценозе.

5. Для количественной оценки среднего различия в химическом составе растений какой-либо сложной совокупности, состоящей из N простых совокупностей, можно ввести

$$\bar{\rho} = \frac{\bar{\rho}_1 + \bar{\rho}_2 + \ldots + \bar{\rho}_N}{N}, \qquad (3)$$

где $\bar{\rho}_1$, $\bar{\rho}_2$, $\ldots$, $\bar{\rho}_N$ средние меры различия внутри каждой простой совокупности, определяемые по выражению (2). Например, мы имеем растения какого-либо вида из 5 разных биогеоценозов ($N = 5$). Для каждого биогеоценоза по выражению (2) определено $\bar{\rho}$. Тогда $\bar{\rho} = \frac{\bar{\rho}_1 + \bar{\rho}_2 + \ldots + \bar{\rho}_5}{5}$ будет характеризовать среднюю меру различия в химическом составе растений данного вида в одном (неопределенном) биогеоценозе.

Пользуясь выражением (1, 2 и 3), можно оценить различия в химическом составе растений одного вида, обитающего в разных биогеоценозах, и различия в химическом составе разных видов.

Если химический состав растений является их видовым признаком, то следует ожидать, что средняя мера различия в химическом составе растений одного и того же вида, обитающего в различных биогеоценозах, будет меньше, чем средняя мера различия данного рода, обитающего в одном и том же биогеоценозе.

Задачи данной работы: оценить применимость предлагаемого количественного подхода при изучении химического элементарного состава растений; найти меру различия по выбранной совокупности элементов для растений одного вида, обитающего в разных биогеоценозах, а также меру различия по той же совокупности элементов для растений разных видов, обитающих в одном и том же биогеоценозе; наконец, выяснить является ли выбранная совокупность элементов комбинативным видовым признаком.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объекта изучения были выбраны следующие виды *Artemisia*: *A. rupestris*, *A. pontica*, *A. laciniata*, *A. sericea*, *A. latifolia*, *A. nitrosa*. Первые 5 относятся к подроду *Artemisia*, а *A. nitrosa* — к подроду *Seriphidium*. Из изученных видов подрода *Artemisia* 2 вида: *A. rupestris* и *A. sericea* относятся к секции *Absinthium*, а 3 вида: *A. pontica*, *A. laciniata* и *A. latifolia* — к секции *Abrotanum*. Район работы — Новосибирская область, Чановский район, комплексный стационар Института почвоведения и агрохимии СО АН СССР. Место отбора проб — геохимически сопряженный ряд биогеоценозов, заложенный на целинном некосимом участке от вершины гривы, являющейся местным водоразделом, до озера. Отбиралась надземная часть всех видов полыни, произрастающих на выбранном участке. Если вид входил в число доминантов растительной ассоциации, то из каждого биогеоценоза отбиралась проба в 5 повторностях. Каждая повторность — все растения данного вида, обитающие на площадке в 4 м². Если вид не был доминантом, то отбиралась одна средняя проба, т. е. все растения с 5 площадок в 4 м² (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Схема отбора проб

Номер точки и тип биогеоценоза	Отобранные виды полыни
31. Солонцеватый мятликово-типчаково-пырейный луг на среднестолбчатом солонце	*A. rupestris*, *A. pontica* (по 5 повторностей) *A. sericea*, *A. latifolia*, *A. laciniata* (средние пробы)
32. Остепненный злаково-разнотравный луг на глубокостолбчатом солонце	*A. rupestris*, *A. pontica* (по 5 повторностей) *A. sericea*, *A. latifolia*, *A. laciniata* (средние пробы)
33. Солончаковый разнотравно-вейниковый луг на черноземнолуговой солонцевато-солончаковатой почве.	*A. rupestris*, *A. laciniata* (по 5 повторностей)
34. Солончаковый бескильницевый луг на корковом солонце	*A. laciniata* (5 повторностей) *A. nitrosa* (средняя проба)
38. Светлухово-вейниковое болото на торфяно-болотной слабо осолоделой, солонцевато-солончаковатой почве	*A. rupestris*, *A. laciniata* (по 5 повторностей)

Отбор материала производился в июле 1968 г. в фазе обильного кущения растений и образования скрытогенеративных побегов.

Растения доводились до воздушно-сухого состояния, делились на листья и стебли, которые тщательно измельчались. Затем отбиралась средневзвешенная проба, озолявшаяся в муфельной печи при 450°. Зола поступала на химический анализ. Определение Si, Ca, Mg, Al, Fe, Mn, Ti проводилось на квантометре (многоканальной фотоэлектрической установке) с предварительным переведением золы в раствор; определение Na и K — методом пламенной фотометрии. Анализы были выполнены в Институте геологии СО АН СССР по методу, разработанному Н. В. Арнаутовым, М. И. Зеркаловой и А. Киреевым (1969). Cl определялся из водной вытяжки золы аргентометрически. Среднеквадратичные относительные отклонения по всем элементам лежат в пределе 2—4%.

Мера различия вычислялась отдельно для совокупностей Si, K, Ca, Mg, Na, Cl (макроэлементы) и Al, Fe, Mn, Ti (микроэлементы). Величины меры различия представлены в виде матриц. В каждой клетке матрицы записывается ρ, соответствующее различию между двумя образцами, индексы которых указаны в верхней строчке и крайнем левом столбце матрицы.

Для оценки достоверности различия между средними составами двух образцов в предположении, что средние составы (например, одного вида в разных биогеоценозах) различаются случайно и разности Δ_k между средними по каждому элементу (k — индекс элемента) являются нормально распределенными величинами с математическим ожиданием $=0$, можно рассчитать величину математического ожидания расстояния $\tilde{\rho}$ по следующей формуле:

$$\tilde{\rho} = \frac{M \sum_{k=1}^{n} |\Delta_k|}{\sum_{k=1}^{n} a_k^{(1)} + \sum_{k=1}^{n} a_k^{(2)}} \approx \frac{\sqrt{\frac{2}{\pi}} \cdot \sum_{k=1}^{n} \sigma_{\Delta_k}}{\sum_{k=1}^{n} a_k^{(1)} + \sum_{k=1}^{n} a_k^{(2)}}, \qquad (4)^1$$

где

$$\sigma_{\Delta_k} = \sqrt{\frac{\sigma_{1,k}^2}{N_1} + \frac{\sigma_{2,k}^2}{N_2}} \quad \text{и} \quad \sigma_{1,k}^2 = \frac{1}{N_1 - 1} \sum_{i=1}^{N_1} (a_{k,i}^{(1)} - \bar{a}_k^{(1)}),^2$$

причем: k — индекс элемента, n — число элементов в совокупности, i — номер повторности, N — число повторностей, 1 и 2 номера первого и второго сравниваемых образцов.

$\tilde{\rho}$ выражено в тех же единицах, что и ρ. Их простое сопоставление позволяет судить, что если $\tilde{\rho}$ существенно меньше ($\sim$2 раза[2]), чем ρ, то различия между средними химическими составами можно считать существенными. Сопоставление результатов оценки по $\tilde{\rho}$ с результатами оценки по известному методу χ^2 показало, что делаемые выводы качественно совпадают.

Величину $\tilde{\rho}$, определяемую по формуле (4), назовем мерой случайного различия.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Рассмотрим химический состав и различия в нем у растений рода *Artemisia*, повышая последовательно степень разнородности сравниваемых объектов: а) у растений полыни одного вида, обитающих в одном и том же биогеоценозе; б) у растений полыни одного вида, обитающих в разных биогеоценозах; в) у растений полыни разных видов, обитающих в одном и том же биогеоценозе.

а) Химический состав и его различия у растений полыни одного вида, обитающих в одном и том же биогеоценозе

В качестве примеров возьмем химический состав *A. rupestris* на 31-й точке и *A. laciniata* на 33-й точке (табл. 2).

Различия по совокупностям макро- (Si, K, Ca, Mg, Na, Cl) и микро- (Al, Fe, Mn, Ti) элементов между отдельными повторностями можно оценить по величине меры различия ρ (табл. 3).

Проведя усреднение по всем ρ_1 и всем ρ_2 в каждой матрице, можем вычислить среднее значение $\bar{\rho}$, которое будет являться средней мерой различия химического состава растений определенного вида внутри определенного биогеоценоза (табл. 4).

Проведя усреднение по всем $\bar{\rho}_1$ и всем $\bar{\rho}_2$ (табл. 4), получим средние значения $\bar{\bar{\rho}}_1$ и $\bar{\bar{\rho}}_2$, характеризующие различия по группам макро- и микроэлементов в химическом составе одного вида в одном биогеоценозе $\bar{\bar{\rho}}_1 = 0.09$ и $\bar{\bar{\rho}}_2 = 0.17$.

Приведенный материал показывает, что:

1. У растений каждого из изученных видов рода *Artemisia* внутри каждого биогеоценоза имеются вариации химического состава, связанные, по-видимому, с индивидуальной изменчивостью растений и микромозаичностью почв биогеоценоза. Эти изменения учитываются величиной ρ (формула 1), которая используется в качестве меры степени раз-

[1] Формула была предложена автору И. Б. Погожевым.

[2] Что соответствует примерно уровню доверительной вероятности не ниже 0.95.

ТАБЛИЦА 2

Химический состав *A. rupestris* и *A. laciniata*

Вид полыни и биогеоценоз	Номер повторности	Процент элемента на сухой вес растений									
		Si	K	Ca	Mg	Na	Cl	Al	Fe	Mn	Ti
A. rupestris											
на 31-й точке,	1	0.41	1.82	0.68	0.20	0.44	0.43	0.056	0.037	0.012	0.015
солонцеватый	2	0.21	1.56	0.52	0.22	0.28	0.38	0.047	0.026	0.010	0.007
мятликово-типчаково-пырейный луг на среднестолбчатом, солонце	3	0.30	1.68	0.57	0.27	0.32	0.61	0.060	0.029	0.010	0.008
	4	0.44	2.05	0.64	0.30	0.34	0.47	0.060	0.027	0.016	0.012
	5	0.25	1.64	0.58	0.19	0.33	0.40	0.048	0.027	0.013	0.009
											0.010
Среднее		0.32	1.75	0.60	0.24	0.34	0.46	0.054	0.029	0.012	0.010
A. laciniata											
на 33-й точке, солончаковый разнотравно-вейниковый луг на черноземнолуговой солонцевато-солончаковатой почве	1	0.08	2.36	0.70	0.07	0.16	0.48	0.009	0.011	0.005	Сл.
	2	0.23	2.25	0.85	0.28	0.13	0.70	0.040	0.040	0.012	0.013
	3	0.11	2.34	0.71	0.10	0.21	0.49	0.012	0.008	0.005	Сл.
	4	0.13	2.20	0.81	0.14	0.13	0.53	0.013	0.012	0.006	0.002
	5	0.12	2.36	0.78	0.18	0.27	0.51	0.022	0.013	0.006	Сл.
Среднее		0.13	2.30	0.77	0.15	0.18	0.54	0.019	0.017	0.007	0.003

ТАБЛИЦА 3

Меры различия для *A. rupestris* на 31-й точке и *A. laciniata* на 33-й точке для совокупности макро- (ρ_1) и микроэлементов (ρ_2) (жирными цифрами обозначены номера повторностей)

Artemisia rupestris

ρ_1 (макроэлементы)

	1	**2**	**3**	**4**	**5**
1	0	0.12	0.10	0.07	0.08
2	0.12	0	0.08	0.14	0.04
3	0.10	0.08	0	0.10	0.06
4	0.07	0.14	0.10	0	0.11
5	0.08	0.04	0.06	0.11	0

ρ_2 (микроэлементы)

	1	**2**	**3**	**4**	**5**
1	0	0.14	0.09	0.09	0.11
2	0.14	0	0.09	0.12	0.04
3	0.09	0.09	0	0.05	0.09
4	0.09	0.12	0.05	0	0.08
5	0.11	0.04	0.09	0.08	0

Artemisia laciniata

ρ_1 (макроэлементы)

	1	**2**	**3**	**4**	**5**
1	0	0.12	0.02	0.07	0.06
2	0.12	0	0.10	0.06	0.08
3	0.02	0.10	0	0.05	0.03
4	0.07	0.06	0.05	0	0.05
5	0.06	0.08	0.03	0.05	0

ρ_2 (микроэлементы)

	1	**2**	**3**	**4**	**5**
1	0	0.62	0.12	0.14	0.24
2	0.62	0	0.62	0.51	0.43
3	0.12	0.62	0	0.14	0.24
4	0.14	0.51	0.14	0	0.16
5	0.24	0.43	0.24	0.16	0

личия при сравнении двух растений и усредняется для характеристики средней изменчивости химического состава растений одного вида внутри одного местообитания.

ТАБЛИЦА 4

Средняя мера различия химического состава полыни определенного вида внутри определенного биогеоценоза

(ρ_1 — макроэлементы) (ρ_2 — микроэлементы)

Вид	31-я точка		32-я точка		33-я точка		34-я точка		38-я точка	
	$\bar{\rho}_1$	$\bar{\rho}_2$	$\bar{\rho}_1$	$\bar{\rho}_2$	$\bar{\rho}_1$	$\bar{\rho}_2$	$\bar{\rho}_1$	$\bar{\rho}_2$	$\bar{\rho}_1$	$\bar{\rho}_2$
A. rupestris . .	0.09	0.09	0.10	0.13	0.09	0.20			0.07	0.13
A. pontica . . .	0.09	0.08	0.13	0.12						
A. laciniata . .					0.06	0.32	0.10	0.28	0.11	0.21

2. Средняя мера различия для совокупности макроэлементов $\bar{\rho}_1$ колеблется от 0.06 до 0.13 (при =0.09), что указывает на достаточно узкие границы в изменении концентрации макроэлементов. Средняя мера различия для совокупности микроэлементов $\bar{\rho}_2$ колеблется от 0.08 до 0.32 (при $\bar{\rho}_2 = 0.17$), что свидетельствует о большой изменчивости концентрации микроэлементов в растениях полыни одного вида внутри одного биогеоценоза.

б) Химический состав и его различия у растений одного вида полыни, обитающего в разных биогеоценозах

Рассмотрим химический состав видов *A. rupestris, A. pontica, A. laciniata, A. latifolia, A. sericea* в разных биогеоценозах (табл. 5).

Уже из просмотра средних химических составов видны определенные тенденции в изменении содержания некоторых элементов. При переходе от солонцеватого луга (т. 31) к болоту (т. 38) в растениях *A. rupestris* и *A. laciniata* последовательно падает содержание кремния и алюминия; концентрация калия у обоих видов и магния у *A. laciniata* закономерно возрастает; концентрации кальция, железа, марганца колеблются без определенной закономерности. По отношению к натрию можно отметить только четкий минимум концентрации у обоих видов на точке 33.

Для количественной характеристики различий в химическом составе вида, обитающего в разных биогеоценозах, вычислим меры различия для совокупностей макроэлементов $\rho_{1Б}$ и микроэлементов $\rho_{2Б}$ (индекс Б указывает на сравнение по биогеоценозам) (табл. 6).

Для тех случаев, где отбор шел в пяти повторностях, укажем также значения меры случайного различия $\tilde{\rho}_{1Б}$ и $\tilde{\rho}_{2Б}$, оценивающей достоверность полученных различий в средних химических составах (формула 4).

Как видно из сравнения $\tilde{\rho}_Б$ и ρ для *A. rupestris*, случайными причинами может быть вызвана разница в химическом составе (по макро- и микроэлементам) растений только на 31-й и 32-й точках (ρ не превышает в 2 раза $\tilde{\rho}$). По микроэлементам случайной может быть разница между 33-й и 38-й точками. Во всех других случаях разница между объектами не может носить случайный характер и вызывается, по-видимому, изменением условий существования данного вида.

Меру случайного различия для образцов *A. laciniata* можно вычислить при сравнении 33-й, 34-й и 38-й точек, так как только в этих биогеоценозах было отобрано по 5 повторностей. Сравнение показывает, что разница по макроэлементам не случайна, разница по микроэлементам может носить случайный характер. Различия в химическом составе как для макро- так и для микроэлементов *A. pontica*, обитающей на 31-й и 32-й точках, могут быть вызваны случайными причинами.

Мера случайного различия для группы макроэлементов у трех видов в разных биогеоценозах не превышает 0.04, что и видно из таблицы ($\tilde{\rho}_{1Б}$). Поэтому можно предположить, что она не превышает существенно этой

ТАБЛИЦА 5

Химический состав различных видов полыни в разных биогеоценозах

Номер точки и вид биогеоценоза	Процент элемента на сухой вес растения									
	Si	K	Ca	Mg	Na	Cl	Al	Fe	Mn	Ti
					Artemisia rupestris					
31. Солонцеватый луг на среднестолбчатом солонце	0.32	1.75	0.60	0.24	0.34	0.46	0.054	0.029	0.012	0.010
32. Остепненный луг на глубокостолбчатом солонце	0.25	1.77	0.60	0.21	0.32	0.40	0.047	0.031	0.010	0.005
33. Солончаковый луг на черноземнолуговой солонцевато-солончаковатой почве . . .	0.16	2.04	0.55	0.28	0.12	0.35	0.037	0.020	0.009	0.004
38. Светлухово-вейниковое болото на торфяно-болотной осолоделой солонцевато-солончаковатой почве . . .	0.08	2.26	0.58	0.26	0.34	0.58	0.027	0.019	0.010	0.002
					Artemisia pontica					
31.	0.37	1.89	0.51	0.26	0.03	0.11	0.077	0.049	0.015	0.012
32.	0.36	1.76	0.49	0.23	0.06	0.24	0.088	0.044	0.011	0.007
					Artemisia latifolia					
31.	0.15	2.30	0.72	0.10	0.10	0.27	0.040	0.033	0.013	0.012
32.	0.11	2.50	0.57	0.10	0.15	0.47	0.015	0.008	0.009	Сл.
					Artemisia sericea					
31.	0.11	1.58	0.63	0.06	0.03	0.06	0.012	0.008	0.007	0.005
32.	0.10	1.92	0.49	0.01	0.06	0.27	0.018	0.015	0.007	0.004
					Artemisia laciniata					
31.	0.28	2.24	0.75	0.10	0.50	0.50	0.081	0.049	0.022	0.013
32.	0.12	2.27	0.64	0.13	0.37	0.59	0.028	0.011	0.006	Сл.
33.	0.13	2.30	0.77	0.15	0.18	0.54	0.019	0.017	0.007	0.003
34. Солончаковый бескильницевый луг на корковом солонце	0.24	2.35	0.51	0.21	0.33	0.47	0.019	0.025	0.010	0.005
38.	0.07	2.78	0.99	0.20	0.34	0.71	0.019	0.025	0.015	0.006
					Artemisia nitrosa					
34.	0.10	1.68	0.21	0.17	0.70	0.52	0.018	0.010	0.005	Сл.

величины и для тех случаев, когда вычисления не проводились из-за отсутствия необходимых данных. Тогда при приближенной оценке можно принять, что если $\rho_{1Б}$ превышает 0.08, разница между образцами является существенной. Такая оценка показывает, что химические составы по группе макроэлементов существенно различны у вида *A. laciniata* между 31-й и 34-й, 38-й точками, а также между 32-й и 38-й точками. У видов *A. latifolia* и *A. sericea* разница по группе макроэлементов между 31-й и 32-й точками существенна.

Проведя усреднение по всем $\rho_{1Б}$ и $\rho_{2Б}$ для видов *A. rupestris* и *A. laciniata*, получим средние значения $\bar{\rho}_{1Б}$ и $\bar{\rho}_{2Б}$, характеризующие различия в химическом составе (по группам макро- и микроэлементов) данных видов между разными биогеоценозами. Они соответственно равны для *A. rupestris* $\bar{\rho}_{1Б}=0.10$ и $\bar{\rho}_{2Б}=017$ и для *A. laciniata* $\bar{\rho}_{1Б}=0.11$

ТАБЛИЦА 6

Меры различия $\rho_{1Б}$ и $\rho_{2Б}$ и меры случайного различия $\tilde{\rho}_{1Б}$ и $\tilde{\rho}_{2Б}$ для вида полыни, обитающего в разных биогеоценозах (жирными цифрами выделены номера точек)

A. rupestris

$\rho_{1Б}$ (макроэлементы)

	31	**32**	**33**	**38**
31	0	0.03	0.12	0.12
32	0.03	0	0.10	0.11
33	0.12	0.10	0	0.11
38	0.12	0.11	0.11	0

$\rho_{2Б}$ (микроэлементы)

	31	**32**	**33**	**38**
31	0	0.08	0.20	0.29
32	0.08	0	0.14	0.23
33	0.20	0.14	0	0.11
38	0.29	0.23	0.11	0

$\tilde{\rho}_{1Б}$

	31	**32**	**33**	**38**
31	0	0.04	0.04	0.03
32	0.04	0	0.04	0.03
33	0.04	0.04	0	0.03
38	0.03	0.03	0.03	0

$\tilde{\rho}_{2Б}$

	31	**32**	**33**	**38**
31	0	0.04	0.06	0.05
32	0.05	0	0.07	0.06
33	0.06	0.07	0	0.07
38	0.05	0.06	0.07	0

A. laciniata

$\rho_{1Б}$ (макроэлементы)

	31	**32**	**33**	**34**	**38**
31	0	0.06	0.07	0.08	0.15
32	0.06	0	0.05	0.07	0.12
33	0.07	0.05	0	0.11	0.12
34	0.08	0.07	0.11	0	0.13
38	0.15	0.12	0.12	0.13	0

$\rho_{2Б}$ (микроэлементы)

	31	**32**	**33**	**34**	**38**
31	0	0.57	0.57	0.48	0.44
32	0.57	0	0.21	0.31	0.35
33	0.57	0.21	0	0.12	0.17
34	0.48	0.31	0.12	0	0.05
38	0.44	0.35	0.17	0.05	0

$\tilde{\rho}_{1Б}$

	31	**32**	**33**	**34**	**38**
31	0	—	—	—	—
32	—	0	—	—	—
33	—	—	0	0.04	0.04
34	—	—	0.04	0	0.04
38	—	—	0.04	0.04	0

$\tilde{\rho}_{2Б}$

	31	**32**	**33**	**34**	**38**
31	0	—	—	—	—
32	—	0	—	—	—
33	—	—	0	0.15	0.13
34	—	0.15	0.15	0	0.09
38	—	—	0.15	0.09	0

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

$\rho_{1Б}$ (макроэлементы)

A. pontica

	31	32
31	0	0.06
32	0.06	0

A. latifolia

	31	32
31	0	0.09
32	0.09	0

A. sericea

	31	32
31	0	0.15
32	0.15	0

$\tilde{\rho}_{1Б} = 0.04$ для *A. pontica*.

$\rho_{2Б}$ (микроэлементы)

A. pontica

	31	32
31	0	0.08
32	0.08	0

A. latifolia

	31	32
31	0	0.51
32	0.51	0

A. sericea

	31	32
31	0	0.18
32	0.18	0

$\tilde{\rho}_{2Б} = 0.04$ для *A. pontica*.

и $\tilde{\rho}_{2Б} = 0.35$. Проведя усреднение по всем видам (*A. pontica*, *A. latifolia*, *A. sericea*, *A. rupestris*, *A. laciniata*) получим $\tilde{\rho}_{1Б}$ и $\tilde{\rho}_{2Б}$, характеризующие средние различия в химическом составе (по группам макро- и микроэлементов) вида между разными биогеоценозами. Эти значения равны $\tilde{\rho}_{1Б} = 0.10$ и $\tilde{\rho}_{2Б} = 0.17$.

Анализ материала по этому разделу работы показывает, что при смене условий существования элементарный химический состав вида заметно изменяется, причем меняются концентрации практически всех элементов. Указанные изменения учитываются мерой степени различия величиной $\rho_Б$, которая здесь рассчитывается (по формуле 1) для среднего химического состава растений в каждом биогеоценозе, а также ее усреднением — величиной $\tilde{\rho}_Б$, которая характеризует средние различия в химическом составе вида между разными биогеоценозами.

в) Химический состав и его различия у растений разных видов полыни, обитающих в одном и том же биогеоценозе

Виды полыни, обитающие в одном и том же биогеоценозе, отличаются друг от друга по содержанию отдельных элементов (табл. 5). Для количественной оценки различия по химическим составам приведем величины меры различия $\rho_{1В}$ и $\rho_{2В}$ для совокупностей макро- и микроэлементов (индекс В указывает на сравнение по видам) (табл. 7).

Приведем значения меры случайного различия $\tilde{\rho}_В$ для тех случаев, когда ее можно вычислить:

	$\tilde{\rho}_{1B}$	$\tilde{\rho}_{2B}$
Т. 31. *A. rupestris* — *A. pontica*	0.040	0.04
Т. 32. *A. rupestris* — *A. pontica*	0.045	0.06
Т. 33. *A. rupestris* — *A. laciniata*	0.033	0.12
Т. 38. *A. rupestris* — *A. laciniata*	0.037	0.16

Так же, как и при сравнении одного вида в разных биогеоценозах, $\tilde{\rho}_{1В}$ (для макроэлементов) колеблется около 0.04. Ориентировочно можно считать, что если мера различия $\rho_{1В}$ превышает 0.08, то различие в химическом составе видов существенно. Для микроэлементов $\tilde{\rho}_{2В}$ широко варьирует и оценку существенности различия для тех случаев, где $\tilde{\rho}_{2В}$ не вычислялось, проводить нельзя. Однако естественно предположить, что если $\rho_{2В} > 0.4$—0.5, то различия по микроэлементам между видами существенны.

ТАБЛИЦА 7

Меры различия ρ_{1B} и ρ_{2B} для разных видов полыни, обитающих в одном биогеоценозе

Т. 31, солонцеватый луг на среднестолбчатом солонце

Вид	*A. rupestris*	*A. pontica*	*A. laciniata*	*A. sericea*	*A. latifolia*
A. rupestris	0	0.14	0.13	0.21	0.17
A. pontica	0.14	0	0.22	0.17	0.18
A. laciniata	0.13	0.22	0	0.28	0.11
A. sericea	0.21	0.17	0.28	0	0.19
A. latifolia	0.17	0.18	0.11	0.19	0

ρ_{1B}

Вид	*A. rupestris*	*A. pontica*	*A. laciniata*	*A. sericea*	*A. latifolia*
A. rupestris	0	0.18	0.22	0.41	0.10
A. pontica	0.18	0	0.04	0.55	0.22
A. laciniata	0.22	0.04	0	0.64	0.26
A. sericea	0.41	0.55	0.64	0	0.27
A. latifolia	0.10	0.22	0.26	0.27	0

ρ_{2B}

Т. 32, остепненный луг на глубокостолбчатом солонце

Вид	*A. rupestris*	*A. pontica*	*A. laciniata*	*A. sericea*	*A. latifolia*
A. rupestris	0	0.10	0.13	0.16	0.16
A. pontica	0.10	0	0.22	0.11	0.22
A. laciniata	0.13	0.22	0	0.18	0.09
A. sericea	0.16	0.11	0.18	0	0.16
A. latifolia	0.16	0.22	0.09	0.16	0

ρ_{1B}

Вид	*A. rupestris*	*A. pontica*	*A. laciniata*	*A. sericea*	*A. latifolia*
A. rupestris	0	0.24	0.35	0.71	0.49
A. pontica	0.24	0	0.54	0.62	0.65
A. laciniata	0.35	0.54	0	0.32	0.25
A. sericea	0.71	0.62	0.32	0	0.16
A. latifolia	0.49	0.65	0.25	0.16	0

ρ_{2B}

Т. 33, солончаковый луг на черноземно-луговой почве

Вид	*A. rupestris*	*A. laciniata*
A. rupestris	0	0.12
A. laciniata	0.12	0

ρ_{1B} ρ_{2B}

Т. 34, солончаковый луг на корковом солонце

Вид	*A. laciniata*	*A. nitrosa*
A. laciniata	0	0.21
A. nitrosa	0.21	0

ρ_{1B} ρ_{2B}

Т. 38, болото

Вид	*A. rupestris*	*A. laciniata*
A. rupestris	0	0.12
A. laciniata	0.12	0

ρ_{1B} ρ_{2B}

Проведя усреднение по всем ρ_{1B} и ρ_{2B} для точек 31 и 32, получим средние значения $\bar{\rho}_{1B}$ и $\bar{\rho}_{2B}$, характеризующие различия в химическом составе (по группам макро- и микроэлементов) разных видов, обитающих в данном биогеоценозе. Они соответственно равны для точки 31: $\bar{\rho}_{1B}=0.18$ и $\bar{\rho}_{2B}=0.30$ и для точки 32: $\bar{\rho}_{1B}=0.15$ и $\bar{\rho}_{2B}=0.43$. Проведя усреднение по всем точкам (31, 32, 33, 34, 38), получим значения $\bar{\rho}_{1B}$ и $\bar{\rho}_{2B}$, характеризующие средние различия в химическом составе (по группам макро- и микроэлементов) разных видов, обитающих в одном и том же биогеоценозе. Эти значения равны $\bar{\rho}_{2B}=0.16$ и $\bar{\rho}_{2B}=0.34$.

Представленный материал позволяет сделать следующие выводы.

1. Все изученные виды *Artemisia*, обитающие в одном биогеоценозе, существенно отличаются друг от друга по концентрациям макроэлементов. По концентрациям микроэлементов выделяются 2 вида, относящиеся к разным секциям: *A. pontica* с высоким содержанием группы микроэлементов и *A. sericea* с низким содержанием микроэлементов (табл. 5 и 7). Указанные различия могут быть количественно оценены величиной ρ_B, рассчитываемой (по формуле 1) для среднего химического состава растений, а также ее усреднением — величиной $\bar{\rho}_B$, которая характеризует средние различия в химическом составе разных видов, обитающих в одном биогеоценозе.

2. Средняя мера различия $\bar{\rho}_{1B}$ (для макроэлементов) равна 0.16. Она больше средней меры различия для одного вида в разных биогеоценозах ($\rho_{1B}=0.10$). Следовательно, по концентрациям макроэлементов растения разных видов полыни в одном и том же биогеоценозе отличаются друг от друга сильнее, чем растения одного вида из разных биогеоценозов. Последнее позволяет считать совокупность концентраций химических элементов Si, K, Ca, Mg, Na, Cl комбинативным видовым признаком растений рода *Artemisia*.

3. По группе микроэлементов средняя мера различия для разных видов в одном биогеоценозе ($\bar{\rho}_{2B}$) равна 0.34. Она больше средней меры различия для одного вида в разных биогеоценозах ($\bar{\rho}_{2B}=0.27$). Эта разница позволяет предположить, что совокупность концентраций элементов Al, Fe, Mn, Ti может являться комбинативным видовым признаком рода *Artemisia*. Однако содержание данных микроэлементов контролируется растением не так «жестко», как содержание макроэлементов.

Сравним теперь средние меры различия химического состава (по макро- и микроэлементам) в разных группах растений полыни (табл. 8).

ТАБЛИЦА 8

Средние меры различия для разных групп растений полыни

($\bar{\rho}_1$ — макроэлементы, $\bar{\rho}_2$ — микроэлементы)

Группа	Один вид в одном биогеоценозе	Один вид в разных биогеоценозах	Разные виды в одном биогеоценозе
$\bar{\rho}_1$	0.09	0.10	0.16
$\bar{\rho}_2$	0.17	0.27	0.34

Как видно из приведенных данных, по мере увеличения степени разнородности сравниваемых объектов мера различия монотонно возрастает. Растения полыни одного вида, обитающие в одном биогеоценозе, отличаются по своему химическому составу меньше, чем растения одного вида в разных биогеоценозах. Последние в свою очередь отличаются друг от друга меньше, чем растения разных видов, обитающих в одном биогеоценозе. Для каждой из групп существуют средние значения концентраций изучаемых элементов и определенные диапазоны их изменения.

ВЫВОДЫ

1. Элементарный химический состав полыни отражает индивидуальную изменчивость растений, экологические условия их местообитания и является комбинативным видовым признаком.

2. Для количественной оценки степени различия в химическом составе сравниваемых растений можно пользоваться специальной мерой, определяемой формулой (1), а также различными ее усреднениями (внутри вида, внутри биогеоценоза и т. д.).

Автор приносит глубокую благодарность Н. И. Базилевич, Т. А. Вагиной, И. Б. Погожеву за помощь и ценные консультации.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева-Попова Н. В. (1969). Содержание микроэлементов в растениях Полярного Урала, произрастающих на разных горных породах. Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Тезисы III Сибирской конференции. — Арнаутов Н. В., М. И. Зеркалова, А. Киреев. (1969). Квантометрический анализ горных пород и почв алюмосиликатного состава. Геология и геофизика, 10. — Базилевич Н. И. (1965). Геохимия почв содового засоления. — Благовещенский А. В., Е. Г. Александрова, Н. А. Кудряшова и др. (1967). Биохимия бобовых растений. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Васильев В. И. (1969). Распознающие системы (справочник). — Вернадский В. И. (1922). Химический состав живого вещества. — Вернадский В. И. (1928). Эволюция видов и живое вещество. — Вернадский В. И. (1930). О концентрации радия живыми организмами. — Виноградов А. П. (1932). Геохимия живого вещества. — Виноградов А. П. (1963). Биогеохимические провинции и их роль в органической эволюции. Геохимия, 3. — Власюк П. А. (1969). Биологические элементы в жизнедеятельности растений. — Ковалевская В. Б., И. Б. Погожев и А. П. Погожева. (1970). Количественные методы оценки близости памятников по процентному содержанию массового материала. Сов. археология, 3. — Ковалевский А. Л. (1966). Естественные радиоактивные элементы в растениях Сибири. — Ковда В. А. (1956). Минеральный состав растений и почвообразование. Почвоведение, 1. — Олсен К. (1964). Конкуренция между деревьями и травами. В кн.: Механизмы биологической конкуренции. — Перельман А. И. (1966). Геохимия ландшафта. — Риш М. А. и Л. А. Ездакова. (1960). К вопросу о химической экологии дерезы *Lycium ruthenicum*. Тр. Биогеохимической лаборатории, XI. — Родин Л. Е. и Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. — Фостер Д. (1950). Химическая деятельность грибов. — Ducker S. C., W. T. Williams, G. N. Lance. (1965). Numerical classification of the Pacific forms of *Chlorodesmis* (*Chlorophyta*). Australian J. bot., 13, 3. — Wehunt R. Z., E. R. Purvis. (1953). Some relationships between leaf and soil potassium in New Jersey orchards. Better Cropes, 37, 8. — Williams W. T., G. N. Lance. (1965). Logic of computer-based intrinsic Classifications. Nature, 207, 4993.

Новосибирский государственный университет.

(Получено 25 XI 1969).

SUMMARY

In studying the elementary chemical composition as a systematic index the degree of difference in chemical composition of species compared is used. The combinative specific index is understood as totality of concentrations of such chemical elements, the concentrations of which differ from species to species within a genus, the interspecific differences being greater, than intraspecific ones, connected with individual variability of organisms or with ecological conditions of their habitat. For quantitative comparison by totality of elements a special measure of difference ρ is introduced. Using ρ in chemical analyses of 6 *Artemisia* species, growing in the same and in different biogeocoenoses, it was shown that totality of concentrations of elements Si, K, Ca, Mg, Na, Cl is a combinative specific index.

Проведя усреднение по всем ρ_{1B} и ρ_{2B} для точек 31 и 32, получим средние значения $\bar{\rho}_{1B}$ и $\bar{\rho}_{2B}$, характеризующие различия в химическом составе (по группам макро- и микроэлементов) разных видов, обитающих в данном биогеоценозе. Они соответственно равны для точки 31: $\bar{\rho}_{1B}=0.18$ и $\bar{\rho}_{2B}=0.30$ и для точки 32: $\bar{\rho}_{1B}=0.15$ и $\bar{\rho}_{2B}=0.43$. Проведя усреднение по всем точкам (31, 32, 33, 34, 38), получим значения $\bar{\rho}_{1B}$ и $\bar{\rho}_{2B}$, характеризующие средние различия в химическом составе (по группам макро- и микроэлементов) разных видов, обитающих в одном и том же биогеоценозе. Эти значения равны $\bar{\rho}_{2B}=0.16$ и $\bar{\rho}_{2B}=0.34$.

Представленный материал позволяет сделать следующие выводы.

1. Все изученные виды *Artemisia*, обитающие в одном биогеоценозе, существенно отличаются друг от друга по концентрациям макроэлементов. По концентрациям микроэлементов выделяются 2 вида, относящиеся к разным секциям: *A. pontica* с высоким содержанием группы микроэлементов и *A. sericea* с низким содержанием микроэлементов (табл. 5 и 7). Указанные различия могут быть количественно оценены величиной ρ_B, рассчитываемой (по формуле 1) для среднего химического состава растений, а также ее усреднением — величиной $\bar{\rho}_B$, которая характеризует средние различия в химическом составе разных видов, обитающих в одном биогеоценозе.

2. Средняя мера различия $\bar{\rho}_{1B}$ (для макроэлементов) равна 0.16. Она больше средней меры различия для одного вида в разных биогеоценозах ($\rho_{1B}=0.10$). Следовательно, по концентрациям макроэлементов растения разных видов полыни в одном и том же биогеоценозе отличаются друг от друга сильнее, чем растения одного вида из разных биогеоценозов. Последнее позволяет считать совокупность концентраций химических элементов Si, K, Ca, Mg, Na, Cl комбинативным видовым признаком растений рода *Artemisia*.

3. По группе микроэлементов средняя мера различия для разных видов в одном биогеоценозе ($\bar{\rho}_{2B}$) равна 0.34. Она больше средней меры различия для одного вида в разных биогеоценозах ($\bar{\rho}_{2B}=0.27$). Эта разница позволяет предположить, что совокупность концентраций элементов Al, Fe, Mn, Ti может являться комбинативным видовым признаком рода *Artemisia*. Однако содержание данных микроэлементов контролируется растением не так «жестко», как содержание макроэлементов.

Сравним теперь средние меры различия химического состава (по макро- и микроэлементам) в разных группах растений полыни (табл. 8).

ТАБЛИЦА 8

Средние меры различия для разных групп растений полыни

($\bar{\rho}_1$ — макроэлементы, $\bar{\rho}_2$ — микроэлементы)

Группа	Один вид в одном биогеоценозе	Один вид в разных биогеоценозах	Разные виды в одном биогеоценозе
$\bar{\rho}_1$	0.09	0.10	0.16
$\bar{\rho}_2$	0.17	0.27	0.34

Как видно из приведенных данных, по мере увеличения степени разнородности сравниваемых объектов мера различия монотонно возрастает. Растения полыни одного вида, обитающие в одном биогеоценозе, отличаются по своему химическому составу меньше, чем растения одного вида в разных биогеоценозах. Последние в свою очередь отличаются друг от друга меньше, чем растения разных видов, обитающих в одном биогеоценозе. Для каждой из групп существуют средние значения концентраций изучаемых элементов и определенные диапазоны их изменения.

ВЫВОДЫ

1. Элементарный химический состав полыни отражает индивидуальную изменчивость растений, экологические условия их местообитания и является комбинативным видовым признаком.

2. Для количественной оценки степени различия в химическом составе сравниваемых растений можно пользоваться специальной мерой, определяемой формулой (1), а также различными ее усреднениями (внутри вида, внутри биогеоценоза и т. д.).

Автор приносит глубокую благодарность Н. И. Базилевич, Т. А. Вагиной, И. Б. Погожеву за помощь и ценные консультации.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева-Попова Н. В. (1969). Содержание микроэлементов в растениях Полярного Урала, произрастающих на разных горных породах. Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Тезисы III Сибирской конференции. — Арнаутов Н. В., М. И. Зеркалова, А. Киреев. (1969). Квантометрический анализ горных пород и почв алюмосиликатного состава. Геология и геофизика, 10. — Базилевич Н. И. (1965). Геохимия почв содового засоления. — Благовещенский А. В., Е. Г. Александрова, Н. А. Кудряшова и др. (1967). Биохимия бобовых растений. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Васильев В. И. (1969). Распознающие системы (справочник). — Вернадский В. И. (1922). Химический состав живого вещества. — Вернадский В. И. (1928). Эволюция видов и живое вещество. — Вернадский В. И. (1930). О концентрации радия живыми организмами. — Виноградов А. П. (1932). Геохимия живого вещества. — Виноградов А. П. (1963). Биогеохимические провинции и их роль в органической эволюции. Геохимия, 3. — Власюк П. А. (1969). Биологические элементы в жизнедеятельности растений. — Ковалевская В. Б., И. Б. Погожев и А. П. Погожева. (1970). Количественные методы оценки близости памятников по процентному содержанию массового материала. Сов. археология, 3. — Ковалевский А. Л. (1966). Естественные радиоактивные элементы в растениях Сибири. — Ковда В. А. (1956). Минеральный состав растений и почвообразование. Почвоведение, 1. — Олсен К. (1964). Конкуренция между деревьями и травами. В кн.: Механизмы биологической конкуренции. — Перельман А. И. (1966). Геохимия ландшафта. — Риш М. А. и Л. А. Ездакова. (1960). К вопросу о химической экологии дерезы *Lycium ruthenicum*. Тр. Биогеохимической лаборатории, XI. — Родин Л. Е. и Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. — Фостер Д. (1950). Химическая деятельность грибов. — Ducker S. C., W. T. Williams, G. N. Lance. (1965). Numerical classification of the Pacific forms of *Chlorodesmis* (*Chlorophyta*). Australian J. bot., 13, 3. — Wehunt R. Z., E. R. Purvis. (1953). Some relationships between leaf and soil potassium in New Jersey orchards. Better Cropes, 37, 8. — Williams W. T., G. N. Lance. (1965). Logic of computer-based intrinsic Classifications. Nature, 207, 4993.

Новосибирский государственный университет.

(Получено 25 XI 1969).

SUMMARY

In studying the elementary chemical composition as a systematic index the degree of difference in chemical composition of species compared is used. The combinative specific index is understood as totality of concentrations of such chemical elements, the concentrations of which differ from species to species within a genus, the interspecific differences being greater, than intraspecific ones, connected with individual variability of organisms or with ecological conditions of their habitat. For quantitative comparison by totality of elements a special measure of difference ρ is introduced. Using ρ in chemical analyses of 6 *Artemisia* species, growing in the same and in different biogeocoenoses, it was shown that totality of concentrations of elements Si, K, Ca, Mg, Na, Cl is a combinative specific index.

УДК 531.42 : 631.175 : 582.26 (262.9)

В. Д. Федоров, Т. И. Кольцова, К. А. Кокин и Т. В. Хлебович

ИЗУЧЕНИЕ ПОТРЕБНОСТИ МАССОВЫХ ФОРМ ФИТОПЛАНКТОНА БЕЛОГО МОРЯ В ЭЛЕМЕНТАХ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ МЕТОДОМ ПЛАНИРУЕМЫХ ДОБАВОК

С 2 рисунками

V. D. FIODOROV, T. I. KOLTSOVA, K. A. KOKIN AND T. V. KHLEBOVICH

STUDY OF THE WHITE SEA PHYTOPLANCTON MASS FORMS' REQUIREMENTS FOR ELEMENTS OF MINERAL NUTRITION WITH THE METHOD OF PLANNED ADDITIONS

Методом планируемых добавок исследовалась потребность массовых форм фитопланктона Белого моря (Карельский берег, губа Чупа) в основных элементах минерального питания (азот нитратный и аммиачный, фосфор, кремний, железо). Опыты ставились с 28 мая по 26 сентября 1967 г. по плану дробного факторного эксперимента ДФЭ-2^{5-1}. О потребности массовых форм в изученных элементах судили по изменению численности каждой из них при произведенных добавках. В результате математической обработки результатов получены уравнения, связывающие численность массовых форм водорослей с концентрациями изученных в эксперименте элементов.

Эффективным приемом исследования связи между гидрохимическими характеристиками водоема и величиной его первичной продукции является так называемый «метод подкормок» (Schreiber, 1927, 1929; Францев, 1932) или «метод оценки гидробиологической производительности воды». Сущность этого метода заключается в том, что к естественной «испытуемой» воде с внесенной культурой водорослей прибавляются в разных вариантах опыта разные элементы минерального питания и, спустя некоторое время, на основании интенсивности роста культуры выносится суждение о потребности в этом элементе данной водоросли. Элемент, который сильнее всего повышает прирост водоросли, считается находящимся в данный момент в лимитирующей концентрации.

В своем первоначальном варианте метод «подкормок» был применен Е. Шрайбером, который наблюдал развитие одиночной клетки, помещенной в исследуемую морскую воду с добавками отдельных элементов. Однако опыты Шрайбера были методически несовершенны (длительность эксперимента, требование строго чистых культур и т. д.).

Широким внедрением метода подкормок в практику гидробиологических исследований мы обязаны исследованиям А. В. Францева (1932), который не только усовершенствовал технику эксперимента, но первым пришел к мысли о возможности его применения для установления степени продуктивности водоема. Предложив вносить чистую культуру водорослей в испытуемую воду в титре, соответствующем суммарному количеству всех организмов фитопланктона в определенной объемной пробе данного водоема, Францев ввел в практику научных исследований идею биологического теста для оценки прогноза чистой продукции.

Дальнейшим шагом в усовершенствовании метода подкормок, который в сущности привел к современной его форме, явились исследования К. А. Гусевой (1938), которая значительно упростила технику метода,

одновременно приблизив условия проведения эксперимента к природным. Гусева в качестве биологического теста на добавки минеральных элементов использовала всю совокупность фитопланктонных организмов, присутствующих в испытуемой воде. Следующим существенным и принципиально важным шагом, который, увы, не был осознан ни самой Гусевой, ни другими гидробиологами, использовавшими ее нововведение, было упорядочение схемы добавок испытуемых элементов, которые вносили по плану: N (азот), P (фосфор), Fe (железо), N+P, N+Fe, P+Fe, N+P+Fe, контроль — без добавок. Предложенная схема добавок, заимствованная из вегетационных опытов в агрономии, где работал и основоположник методов планирования в биологии Ренальд Фишер (Fisher, 1925), является ни чем иным, как одним из хорошо известных планов — планом полного факторного эксперимента (Романовский, 1947; Бейли, 1964). Полученные результаты могли быть после простейшей обработки использованы для получения уравнения регрессии, количественно характеризующего связь между концентрацией испытуемых элементов и потребностями в минеральных компонентах основных форм, присутствующих в исходном фитопланктоне.

Потребовалось почти 30 лет, чтобы идея сочетания планов с методом подкормок и последующей статистической обработкой полученных результатов стала, наконец, реальностью, и мы получили возможность применять так называемый метод планируемых добавок в его современной форме (Федоров, 1967; Федоров, Максимов, 1967; Федоров, Семин, 1970).

Метод подкормок был использован во многих лабораториях при изучении пресных (Мудрецова, 1941; Кузнецов, 1945; Баславская и др., 1952) и морских водоемов (Gaarder, 1932; Gran, 1933; Harvey, 1933, 1937; Кобленц-Мишке, 1955; Ryther a. Guillard, 1959; Menzel и др., 1963; Tranter a. Newell, 1963; Кабанова, 1967).

В подавляющем числе работ в качестве добавок использовались азот и фосфор, которые поочередно выступали в качестве лимитирующего фактора. В работах Харвея (Harvey, 1937), Гольдберга (Goldberg, 1952), О. И. Кобленц-Мишке (1955) и Ю. Г. Кабановой (1967) подчеркивалась важная роль железа.

Более детально вопрос о взаимоотношениях отдельных факторов среды был исследован в нашей лаборатории благодаря применению метода планируемых добавок, представляющего собой комбинацию обычного метода подкормок с методами математического планирования эксперимента (Федоров и др., 1967; Хромов, Семин, 1967; Семин, Хромов, 1968; Федоров, Семин. 1970). Этот новый методический прием, позволяющий изучать целый ряд факторов одновременно и независимо друг от друга, может оказаться особенно полезным при изучении и описании биологических явлений, для которых взаимодействие факторов оказывается внешним отражением взаимной обусловленности и упорядоченности процессов, протекающих в живой клетке (Максимов, Федоров, 1966, 1969а).

Однако метод планируемых добавок с успехом может быть использован при аутоэкологических исследованиях фитопланктона. В этом случае изменение численности отдельных видов в пробах соответствующих вариантов опытов, предусмотренных намеченным планом, может служить показателем, который характеризует обеспеченность того или иного вида биогенными элементами, изученными в эксперименте. Выполненная нами работа и посвящена изучению с помощью указанного метода потребностей массовых форм водорослей Белого моря в некоторых элементах минерального питания.

Наблюдения за фитопланктоном в течение 1967 г. были проведены у Карельского побережья Белого моря на декадной станции «Картеш» (широта 66°20′N, долгота 33°40′O) с борта экспедиционного судна «Профессор Месяцев» в период с 29 мая по 26 сентября. Результаты сезонных изменений природной численности массовых форм фитопланктона были опубликованы ранее (Кокин и др., 1970). Параллельно с от-

бором проб для учета колебаний численности массовых форм на протяжении сезона были проведены исследования с помощью метода планируемых добавок (Федоров, 1967; Федоров, Максимов, 1967) потребности массовых форм в важнейших биогенных элементах, присутствующих в морской воде. Для этого каждый раз в дни постановки опытов отбирались пробы с поверхностного горизонта (0.1—0.3 м), которые затем использовались для постановки экспериментов по плану ДФЭ-2^{5-1} (Максимов, Федоров, 1969а, б). Всего в течение сезона было поставлено 17 факторных экспериментов с интервалом 7—10 дней. Дни постановки факторных экспериментов совпадали по срокам с днями отбора природных проб, что позволило узнать исходный состав при постановке факторных экспериментов и анализировать получаемые в факторном эксперименте результаты с учетом особенностей изменений общей картины изменения численности фитопланктона в водоеме.

В опытах исследовалось влияние разных комбинаций добавок NO_3, PO_4, Fe, Si и NH_4 на изменение численности массовых форм фитопланктона при пятисуточной экспозиции опытных склянок in situ. Величины добавок перечисленных выше элементов и исследованные комбинации их воздействия на отдельные формы фитопланктона приведены в табл. 1. Пробы помещали в 20 двухлитровых склянок (16 вариантов факторного эксперимента, в котором вариант № 1 повторен четырежды для приближенной оценки воспроизводимости результатов, и 1 опыт в центре эксперимента для определения степени допущения линейности) с плоскими стенками (микробиологический матрац для выращивания плесневых грибов), в каждую из которых предварительно были добавлены растворы элементов в соответствии с планом, представленным в табл. 1. Перед помещением в опытные склянки пробы отфильтровывались через мельничный газ № 23 для удаления крупных форм зоопланктона, чтобы уменьшить влияние последнего на изменения численности регистрируемых форм фитопланктона в течение опыта. Все опыты проводились на плавучем плотике, заякоренном вблизи (400 м) декадной станции. Плавучий плотик рассчитан на 20 двухлитровых микробиологических матрацов.

Основание плота представляет собой прямоугольный лист плексигласа размером 60×80 см с четырьмя сверлениями по углам для креп-

ТАБЛИЦА 1

Матрица планирования ДФЭ-2^{5-1} в кодированных переменных с определяющим контрастом $-1=x_1x_2x_3x_4x_5$

Номер опыта	$N(NO_3')$	$P(PO_4''')$	Fe	$Si(SiO_2)$	$N(NH_3)$
	x_1	x_2	x_3	x_4	x_5
	величина добавки элемента				
	80	20	100	500	10
1	—	—	—	—	—
2	+	—	—	—	+
3	—	+	—	—	+
4	+	+	—	—	—
5	—	—	+	—	+
6	+	—	+	—	—
7	—	+	+	—	—
8	+	+	+	—	+
9	—	—	—	+	+
10	+	—	—	+	—
11	—	+	—	+	—
12	+	+	—	+	+
13	—	—	+	+	—
14	+	—	+	+	+
15	—	+	+	+	+
16	+	+	+	+	—

Примечание. Знак минус — природный уровень элемента в опыте; знак плюс — добавка элемента. Величина добавки выражена в мкг элемента/л.

ления металлических шпилек с резьбой на концах. Рабочая поверхность плота разделена плексигласовыми планками на ячейки, в которые помещаются в вертикальном положении двухлитровые склянки-матрацы с пробами (1.5 литра в каждом). Склянки-матрацы прижимались на плавучем плотике плексигласовой крышкой с проделанными в соответствующих гнездах отверстиями для горлышек матрацов. По углам крышки имелись отверстия для крепления к верхним концам шпилек. Для придания всей конструкции плавучести снизу под плот подводилась пластина из пенопласта. Устойчивость плота обеспечивалась грузом, подвешенным к нижним концам шпилек.

Помещенные на плавучий плотик склянки-матрацы закрывались обернутыми сверху полиэтиленовой пленкой пробками, в которые вставлялись стеклянные трубки для сообщения с атмосферой. На верхние концы трубок надевались резиновые шланги длиной 20 см, для предотвращения попадания в опытные склянки дождевой воды и брызг при волнении на море во время экспозиции.

Величина груза подбиралась таким образом, чтобы уровень воды в опытных склянках был ниже уровня окружающей воды. После окончания экспозиции фитопланктонные пробы фиксировались раствором Люголя и концентрировались после пятисуточного отстаивания. Подробнее процедуры счета описаны нами ранее (Кокин и др., 1970). Всего было обработано по результатам факторных экспериментов 330 проб планктона и 17 проб природного фитопланктона. За единицу счета принималась клетка.

Всего за указанный период 1967 г. был обнаружен 61 вид, из числа которых 12 видов нами были отнесены к разряду массовых (Кокин и др., 1970). Среди последних 12 присутствовали 7 форм, которые на основании предложенного критерия физиологического доминирования могут быть причислены к доминирующим формам Белого моря (Федоров, 1969а).

Поскольку о потребности массовых форм водорослей в элементах минерального питания мы судили по отклику численности каждой из них на произведенные комбинации добавок, то наличие положительного эффекта добавок рассматривалось нами как свидетельство недостатка этого фактора в окружающей среде для определенного организма. Наоборот, отрицательный эффект добавок какого-либо из элементов рассматривался как свидетельство его достаточности в момент постановки эксперимента. При этом, разумеется, допускалось, что произведенная добавка, до ее полного исчерпания в опытных склянках, действует на каждый вид, присутствующий в пробе, независимо от остальных (Федоров и Семин, 1970), вследствие чего должно быть устранено или по возможности ослаблено опосредственное взаимодействие видов, складывающееся на основе конкуренции за дефицитный питательный компонент. Доказательством этого, по нашему мнению, служат результаты одного из опытов (табл. 2), поставленных с целью выяснения динамики численности отдельных видов в течение всего периода экспозиции склянок (из опытной склянки с добавками азота и фосфора ежесуточно отбирались пробы для количественного учета видов фитопланктона).

Для выяснения потребности массовых форм в элементах минерального питания были составлены 12 таблиц по результатам факторных экспериментов, каждая из которых отражает изменения численности одной из массовых форм по сезону под воздействием произведенных добавок.

В этом случае мы производили отбор лишь части информации, содержащейся в факторных экспериментах, регистрируя не все виды, учтенные при обработке проб. Однако мы тем самым устраняем возможность упрека в недоучете некоторого числа клеток других видов, которые растворяются, автолизируются при хранении зафиксированных проб (жгутиковые и др.). Сделать это оказалось тем более необходимо, поскольку по техническим условиям во время экспедиции мы не могли

ТАБЛИЦА 2

Динамика численности отдельных видов в течение периода экспозиции склянок

Вид	Число клеток в литре				
	в день постановки опыта	I сутки	II сутки	III сутки	IV сутки
1. *Sceletonema costatum* . .	13460	26790	54800	310300	2822500
2. *Chaetoceros compressus* . .	9900	32300	222200	1033600	2701260
3. *Ch. constrictus*	1400	4560	14400	50700	185800
4. *Ch. decipiens*	—	190	3000	10900	15500
5. *Thalassiosira nordenskioldii*	800	1700	7600	20500	118700
6. *Thalassionema nitzschioides*	900	1900	2400	8450	38700
7. *Nitzschia delicatissima* . .	1900	3040	4000	12070	16800
8. *Chaetoceros borealis* . . .	—	570	—	3620	8400
9. *Ch. wighamii*	760	5700	18800	47100	91400

произвести обработку проб непосредственно после концентрации зафиксированного материала и часть проб была обработана только после возвращения экспедиции в Москву, т. е. спустя два-три месяца.

Сведенные таким образом результаты по отдельным хорошо сохраняющимся в пробах видам представлены в таблицах, где значениями «у» служили численности учтенных видов в конце эксперимента. Эти значения просчитывались по Ятсу для расчета соответствующих значений коэффициентов регрессии и по Дэниелу проводили выделение значимых эффектов (Максимов, Федоров, 1969б). Величины последних использовались для получения уравнений регрессии, на основе которых были рассчитаны частные эффекты изученных факторов минерального питания.

Анализ полученных нами результатов с несомненностью указывает, что наибольшее постоянство отклика на изменение условий в факторном эксперименте имеют:

1. *Sceletonema costatum* (Grev.) Cl. (табл. 3);
2. *Thalassionema nitzschioides* Grun. (табл. 4);
3. Группа видов, относящихся к роду *Chaetoceros.*

Весенние формы, встречающиеся в сериях 1—5, обнаруживают некоторое разнобразие в откликах на сходное варьирование условий, поэтому особенности их пищевых потребностей удобно рассмотреть в сравнении этих видов друг с другом на примере одного из факторных экспериментов, результаты которого представлены целиком. Для этой цели мы использовали результаты 4-й серии, поставленной в последней декаде июня (21—26 VI 1967) (табл. 5).

Диатомовая водоросль *Sceletonema costatum* встречается во всех факторных экспериментах, начиная с июля месяца, и должна быть признана самой обычной и самой массовой формой летнего периода. Ее развитие в планктоне связано с резким повышением температуры, которое обычно происходит на Белом море во второй половине июня. Появляясь довольно рано среди весенних форм, *Sceletonema costatum* встречается в поверхностном горизонте в небольшом количестве вплоть до скачкообразного повышения температуры. С этого момента она бурно развивается и достигает максимума численности во второй половине июля (до 1.5 млн кл на литр). Затем численность ее падает и она занимает прочное место среди наиболее массовых форм августа и, реже, сентября. В этот период она то «отступает», то вновь дает небольшие подъемы численности, пока, наконец, падение температуры в водоеме не возвращает ее к числу видов, сопутствующих осенним формам (*Dinophysis norwegica, Peridinium pellucidum, Distephanus speculum*). На фоне такого общего рисунка изменения численности *Sceletonema costatum* в водоеме особенно любопытно обнаруженное в факторных экспериментах

ТАБЛИЦА 3

Изменение численности *Sceletonema costatum* (в тыс. кл/л) в факторных экспериментах (по №№ серий, с 5-й по 17-ю)

Номер опыта	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	29 VI—4 VII	6 VII—11 VII	13 VII—18 VII	20 VII—25 VII	27 VII—1 VIII	3 VIII—8 VIII	10 VIII—15 VIII	17 VIII—22 VIII	24 VIII—29 VIII	31 VIII—5 IX	7 IX—12 IX	14 IX—19 IX	21 IX—26 IX
1	—	25	1480	441	243	225	28	64	50	183	2000	752	304
2	—	366	4398	551	699	89	84	329	310	240	800	3600	1744
3	1.2	380	2297	2126	570	188	16	65	14	378	608	2400	1760
4	45.5	4304	12224	3671	6998	1288	608	1388	16	5840	2880	7360	6240
5	—	265	4376	655	370	182	12	110	51	516	880	2500	1184
6	3.6	306	4230	1159	609	180	24	240	160	183	1420	2200	2400
7	1.2	17	1578	250	112	75	7	38	29	22	—	2200	496
8	34	2353	7532	1798	5486	1448	868	1760	200	6400	1920	6400	10700
9	—	125	2999	610	629	144	24	36	85	600	240	2080	1530
10	5.5	237	4030	428	1186	80	32	103	182	56	2080	—	384
11	0.6	71	2182	750	243	38	19	51	—	51	528	3200	2700
12	52.9	8518	17371	15369	13006	3084	713	2073	320	1619	3850	9200	5300
13	—	41	2417	740	405	90	11	69	24	189	890	960	370
14	3.5	543	6816	954	405	88	48	219	3	744	1800	2400	1540
15	1.5	244	4936	690	573	148	4	100	130	61	1080	2560	1540
16	31.6	5972	14606	5733	14990	2892	825	1032	9	3	4000	9600	10000
17	6.9	3178	10241	3149	4964	576	256	321	—	8400	2700	5600	8000
18	—	—	1249	203	346	66	2	61	64	96	460	—	380
19	—	—	1442	671	256	39	8	61	32	100	360	780	160
20	—	—	2389	399	378	53	3	22	42	64	420	850	220

ТАБЛИЦА 4

Изменение численности *Thalassionema nitzschioides* (в тыс. кл/л) в факторных экспериментах (по №№ серий, с 1-й по 17-ю)

Номер опыта	1 28 V—2 VI	2 4—9 VI	3 14—19 VI	4 21—26 VI	5 29 VI—4 VII	6 6 VII—11 VII	7 13 VII—18 VII	8 20 VII—25 VII	9 27 VII—1 VIII	10 3 VIII—8 VIII	11 10 VIII—15 VIII	12 17 VIII—22 VIII	13 24 VIII—29 VIII	14 31 VIII—5 IX	15 7 IX—12 IX	16 14 IX—19 IX	17 21 IX—26 IX
1	—	—	—	—	0.5	3	1	22	10	64	64	26	46	47	272	32	—
2	—	0.5	0.3	0.3	6	53	127	63	135	124	256	154	380	145	320	480	—
3	—	—	—	—	1	3	22	—	74	24	40	11	187	81	19	26	—
4	—	—	—	—	6	72	223	89	251	600	224	400	650	196	112	240	—
5	—	—	—	—	—	41	22	23	71	100	32	64	80	108	42	126	—
6	—	0.1	—	0.2	3	13	22	57	117	240	96	168	208	154	51	248	—
7	—	—	—	—	—	—	—	14	12	31	20	19	48	30	—	40	16
8	0.4	—	0.4	—	12	66	27	13	181	280	209	192	750	88	80	77	51
9	—	0.2	—	—	0.3	9	—	19	31	72	36	42	69	37	40	57	—
10	0.4	—	—	0.4	7	24	55	54	147	169	214	240	320	136	272	—	—
11	—	0.2	—	—	1	4	11	17	10	51	38	40	—	6	32	144	100
12	—	—	0.6	0.6	16	50	—	—	425	772	428	358	710	224	320	65	51
13	—	—	—	—	0.3	—	11	24	—	67	80	43	48	16	32	26	13
14	—	—	—	—	7	37	111	78	213	86	344	204	245	224	378	80	26
15	—	—	—	—	3	9	33	23	23	48	51	36	99	85	72	19	6
16	—	—	0.5	—	10	127	313	42	335	540	473	177	106	20	400	90	—
17	—	—	0.1	—	4	41	89	108	16	224	288	158	160	840	162	80	64
18	—	—	—	—	—	—	—	2	19	23	30	93	69	5	50	—	16
19	—	—	—	—	—	—	—	21	8	21	26	49	19	52	20	14	20
20	—	—	0.1	—	—	—	21	21	124	19	20	13	29	5	26	14	50

ТАБЛИЦА 5

Серия № 4 ДФЭ-2^{5-1} (21 VI—26 VI 1967)

Номер опыта	Общее количество клеток в 1 л	*Distephanus speculum*	*Dinophysis norvegica*	*Dinobryon pellucidum*	*Peridinium pellucidum*	*Licmophora* sp.	*Thalassionema nitzschioides*	*Melosira moniliformis*	*Ceratium fusus*	*Rhabdonema arcuatum*	*Navicula* sp.	*Chaetoceros laciniosus*	*Nitzschia closterium*	*Ceratium arcticum*	*Ceratium longipes*
1	570	340	20	10	—	100	30	—	—	20	30	—	—	—	10
2	850	170	50	—	—	120	300	80	20	80	20	—	—	—	10
3	560	240	40	—	10	60	—	—	—	30	30	130	20	—	—
4	1040	160	60	10	—	380	—	—	10	70	10	320	10	—	—
5	312	137	63	12	12	25	—	—	—	38	12	—	—	13	—
6	930	250	30	—	20	130	240	—	20	80	—	160	—	—	—
7	862	162	38	38	12	38	—	500	—	50	12	12	—	—	—
8	2422	168	28	—	—	280	—	—	14	448	56	1344	84	—	—
9	480	180	—	30	30	135	—	—	—	90	15	—	—	—	—
10	1512	400	38	—	—	25	400	—	25	625	—	—	—	—	—
11	560	298	70	—	70	35	—	—	17	53	18	—	—	—	—
12	2655	375	30	—	—	1140	600	—	15	240	90	150	—	15	—
13	275	125	50	—	13	38	—	—	12	12	25	—	—	—	—
14	705	195	50	—	—	105	—	—	15	255	75	—	—	—	—
15	900	210	105	—	30	150	—	30	—	45	45	270	—	—	15
16	1248	176	32	—	16	656	—	—	—	80	256	—	16	16	—
17	885	180	90	—	15	135	—	—	—	150	15	300	—	—	—

явление поразительного однообразия отклика, проявляющегося по сезону на сходные изменения условий в опыте (табл. 3). Это подкрепляет наши представления о том, что температура и свет (последний в качестве переменного был включен в план при постановке факторных экспериментов в 1968 г., и его снижение в опыте в некоторых эффектах существенно уменьшало изменение численности *Sceletonema costatum* при 4-суточной экспозиции) являются главными факторами, регулирующими ее развитие в водоеме. Действительно, уравнение, связывающее численность *Sceletonema costatum* с уровнями изученных факторов, имеет следующий общий вид:

$$\hat{n}_{Sc} = y = B_0 + B_1 + B_2 + B_{12} \quad \text{при} \quad B_1 = B_2 = B_{12}.$$

Это прямо свидетельствует, что только одновременная добавка азота и фосфора вызывает повышение численности этой водоросли в эксперименте, тогда как ни азот нитратов, ни фосфат, добавленные по отдельности, не оказывают существенного влияния на численность *Sceletonema costatum*. Лишь в серии № 13 ее изменение зависит только от фактора x_1, что, возможно, оказывается связанным с неучетом численности склянки № 11, разбитой во время экспозиции.

Другая постоянно встречающаяся в планктоне Кандалакшского залива Белого моря диатомовая водоросль *Thalassionema nitzschioides* заметно (на 1—2 порядка) уступает в численности *Sceletonema costatum*. Появляясь в планктоне одновременно или даже раньше *Sceletonema costatum*, эта водоросль, однако, обнаруживает пик развития несколько позже летней вспышки численности *Sceletonema costatum*. Мы полагаем поэтому, что *Thalassionema nitzschioides* можно отнести к массовым формам лета, поскольку осеннее снижение ее численности, так же как и снижение *Sceletonema costatum*, идет симбатно падению температуры в водоеме.

Для *Thalassionema nitzschioides* также характерно однообразие отклика на изменение условий в факторном эксперименте (табл. 4). Однако в отличие от *Sceletonema costatum* изменение ее численности оказывается связанным только с добавками нитратного азота. Действительно, обобщенное по всем результатам уравнение регрессии, связывающее ее обилие с концентрациями изученных факторов, имеет вид: $\hat{n}_{Th} = B_0 + B_1$.

Таким образом, *Th. nitzschioides* более «азотолюбива» и, в отличие от *Sceletonema costatum*, менее чувствительна к изменению концентрации фосфора в окружающей среде. Поэтому, более чутко реагируя на изменение содержания азота, *Th. nitzschioides* обнаруживает большую лабильность в динамике численности по сезону.

Наконец, сопоставляя данные табл. 2 и 3 с исходным обилием этих форм в момент постановки эксперимента (рис. 1), легко заметить, что в конце эксперимента их численность возрастает примерно на порядок-полтора порядка (см. во всех сериях значения $B_0 = \frac{\sum n_i^{16}}{16}$). Если пренебречь потерей части клеток вследствие поедания их зоопланктоном (содержание которого существенно снижено в эксперименте), то следует признать, что эти формы в среднем делятся 1 раз в сутки.

Подавляющее число видов, принадлежащих к роду *Chaetoceros*, является теплолюбивыми и развитие их в водоеме связано с наступлением биологического лета. Исключение составляет лишь *Ch. fragilis* Meunier, интенсивное развитие которого происходит в период весны в окружении планктонных навикул и кремнежгутиковых. Остальные, учтенные нами виды числом 7 (*Ch. compressus* Laud., *Ch. similis* Cl., *Ch. laciniosus* Schutt, *Ch. constrictus* Gran, *Ch. debilis* Cl., *Ch. subtilis* Cl. var *subtilis*, *Ch. curvisetus* Cl.) можно причислить к руководящим формам лета. Все они достигают максимальной численности в июле (сопровождая *Sceletonema costatum*), в августе их численность существенно снижается,

а в сентябре они исчезают из состава массовых форм фитопланктона.

Изучение отклика отдельных видов рода *Chaetoceros* в факторных экспериментах обнаружило большое сходство их эффектов на изменение условий, что позволило нам ограничиться рассмотрением уравнений, общих по набору коэффициентов регрессии для всех перечисленных выше видов:

$$\hat{n}_{Ch} = B_0 + B_1 + B_2 + B_{12}$$
$$\hat{n}_{Ch} = B_0 + B_1$$

Легко заметить, что они оказываются совершенно эквивалентными уравнениям *Sceletonema costatum* и *Thalassionema nitzschioides*, подчеркивая возможность разделения летних форм фитопланктона на две группы: «азото-фосфорофильную» (*Sc. costatum, Ch. compressus, Ch. laciniosus, Ch.constrictus*) и «азотофильную» (*Th. nitzschioides, Ch. similis, Ch. debilis, Ch. subtilis, Ch. curvisetus*). Мы не думаем, однако, что такое деление является строгим и отражает в действительности нечто большее, чем тенденцию.

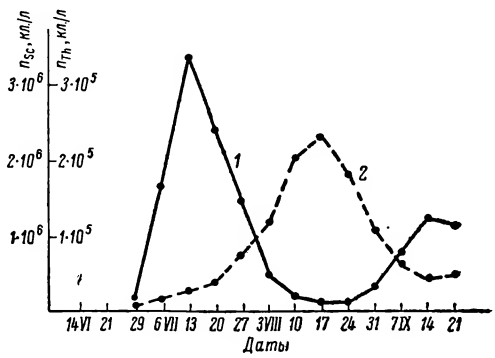


Рис. 1. Динамика численности *Sceletonema costatum* и *Thalassionema nitzschioides* в 1967 г.

1 — динамика численности *S. costatum*; *2* — динамика численности *Th. nitzschioides*. *На оси ординат слева* — численность вида *Sc. costatum*, *справа* — численность вида *Th. nitzschioides* (в кл/л).

Справедливости ради надо отметить, что обнаруженные потребности представителей рода *Chaetoceros* есть первая истина. Однако гораздо важнее негативный результат эксперимента, заключающийся в том, что все представители указанного рода не реагируют заметным образом на изменение в опытах содержания железа, кремния и аммиачного азота. Вместе с тем однообразие откликов, наблюдаемых в различных сериях опытов, позволяет предположить отсутствие ярко выраженной физиологической специфики внутри рода *Chaetoceros*.

Помимо этого среди видов рода *Chaetoceros*, встречающихся на Белом море, существуют различия в размерах клеток, достигающие иногда двух порядков (Кольцова, 1970). Если учесть, что мелкие виды фитопланктона оказываются продуктивнее крупных форм (Федоров, 1969б), то простым изменением их соотношения может быть легко достигнута функциональная стабильность всего фитопланктонного сообщества в целом. В этом случае важным фактором, регулирующим смену форм физиологически близких видов в период лета, помимо осцилляций солнечной радиации и температуры оказывается изменение количественного соотношения в окружающей среде азота и фосфора. Достаточно совсем немного его изменить и одни формы рода *Chaetoceros* сменят другие при сохранении стабильности продукционных характеристик фитопланктона в целом.

Особый интерес представляет анализ откликов среди весенних форм, поскольку здесь мы сталкиваемся с весьма большим разнообразием в потребностях отдельных видов. В табл. 5 приведены результаты опытов серии № 4, поставленной в последнюю декаду июня, предшествующую наступлению в водоеме биологического лета. Исходный набор видов еще не содержит летних форм и численности их малы вследствие активности зоопланктона, «уничтожившего» весенний максимум фитопланктонных форм.

После обработки результатов факторного эксперимента были получены уравнения регрессии, связывающие численности отдельных видов с изменением в опытах концентрации изученных компонентов.

Distephanus speculum: $\hat{n} = 224 - 46x_3 - 39x_1x_3x_4 + 29x_1x_4$.
Licmophora sp.: $\hat{n} = 214 + 141x_1 + 129x_2 + 131x_1x_2$.
Rhabdonema arcuatum: $\hat{n} = 138 + 96x_1$.
Thalassionema nitzschioides: $\hat{n} = 100 + 90x_1$.
Dinophysis norwegica: $\hat{n} = 45 - 11x_1x_2x_4 - 10x_1x_3 - 9x_1x_2$.
Peridinium pellucidum: $\hat{n} = 13 - 9x_1 - 7x_1x_4 - 7x_4$.

Легко видеть, что в анализируемом сообществе помимо *Thalassionema nitzschioides* и сходной с ней по потребностям *Rhabdonema arcuatum* присутствует типичная форма обрастания *Licmophora* sp., напоминающая характером своего отклика *Sceletonema costatum*. Остальные три вида имеют коэффициенты регрессии, которые полезно рассмотреть более подробно по отношению к нитратному азоту, фосфату и кремнию. Частные эффекты (B_i), показывающие, на сколько единиц изменяется численность при добавке одного из элементов, показывают, что *Dinophysis norwegica* увеличивает свою численность при добавке одного нитратного азота ($B_1 = 16$). Этот эффект слегка усиливается либо одновременной добавкой фосфата ($B_1 = 24$), либо кремния ($B_1 = 60$). Наоборот, добавки одного азота снижают численность *Distephanus speculum* ($B_1 = -136$). Однако этот эффект в присутствии повышенной концентрации фосфата исчезает и даже становится слегка положительным ($B_1 = 20$), но особенно эффективно добавка азота действует в присутствии кремния, резко стимулируя прирост клеток *Distephanus speculum* ($B_1 = 132$). Наконец, у *Peridinium pellucidum*, на численность которого добавки одного азота действуют отрицательно, одновременная добавка кремния еще более усиливает отрицательный эффект азота ($B_1 = -32$).

Подобным образом могут быть проанализированы и другие эффекты. Однако уже этот пример убеждает нас в существовании специфики отклика у весенних форм на производимые добавки элементов в опытные склянки. Возникает своего рода идея о мозаике потребностей различных видов в этот период, когда суммарная плотность фитопланктонных организмов мала и тем самым конкуренция за минеральное питание между отдельными популяциями ослаблена. Эта «всеобщая несхожесть» отклика видов легко может быть проиллюстрирована при построении двумерных диаграмм распределения численности отдельных видов во всех вариантах факторного эксперимента (рис. 2), когда на одной из осей откладывается численность одного, а на второй — другого вида.

Положительная корреляция наблюдалась бы в этом случае только при сходстве отклика на изменение условий в эксперименте, тогда как отрицательная корреляция скорее указывала бы на конкурентные отношения между видами. Однако ни в одном из случаев, если не считать намека на прямую корреляцию между *Licmophora* sp. и *Navicula* sp. (что естественно, поскольку у обоих видов наибольший по величине эффект принадлежит нитратному азоту), мы не имеем отчетливого направления точек, указывающего на взаимозависимое распределение видов в сообществе.

Отсутствие подобного рода связей во взаимном изменении численности видов позволяет сделать заключение, что в условиях снижения конкуренции в фитопланктонном сообществе виды, его слагающие, подобраны комплементарно, т. е. дополняют друг друга по потребностям в элементах минерального питания. Вследствие мозаичной структуры такого сообщества, обусловленной максимально возможным несходством потребностей составляющих его видов, биотоп в целом эксплуатируется наиболее экономично.

Таким образом, мы связываем «мозаичность» не со строго определенным набором некоторых весенних форм, а с низкой (вследствие весенней вспышки зоопланктона) суммарной плотностью фитопланктонного сообщества и связанным с этим ослаблением межвидовой конкуренции.

В заключение следует сделать несколько общих замечаний о пользе применения планов факторного эксперимента при изучении потребностей фитопланктона в минеральных компонентах с помощью метода до-

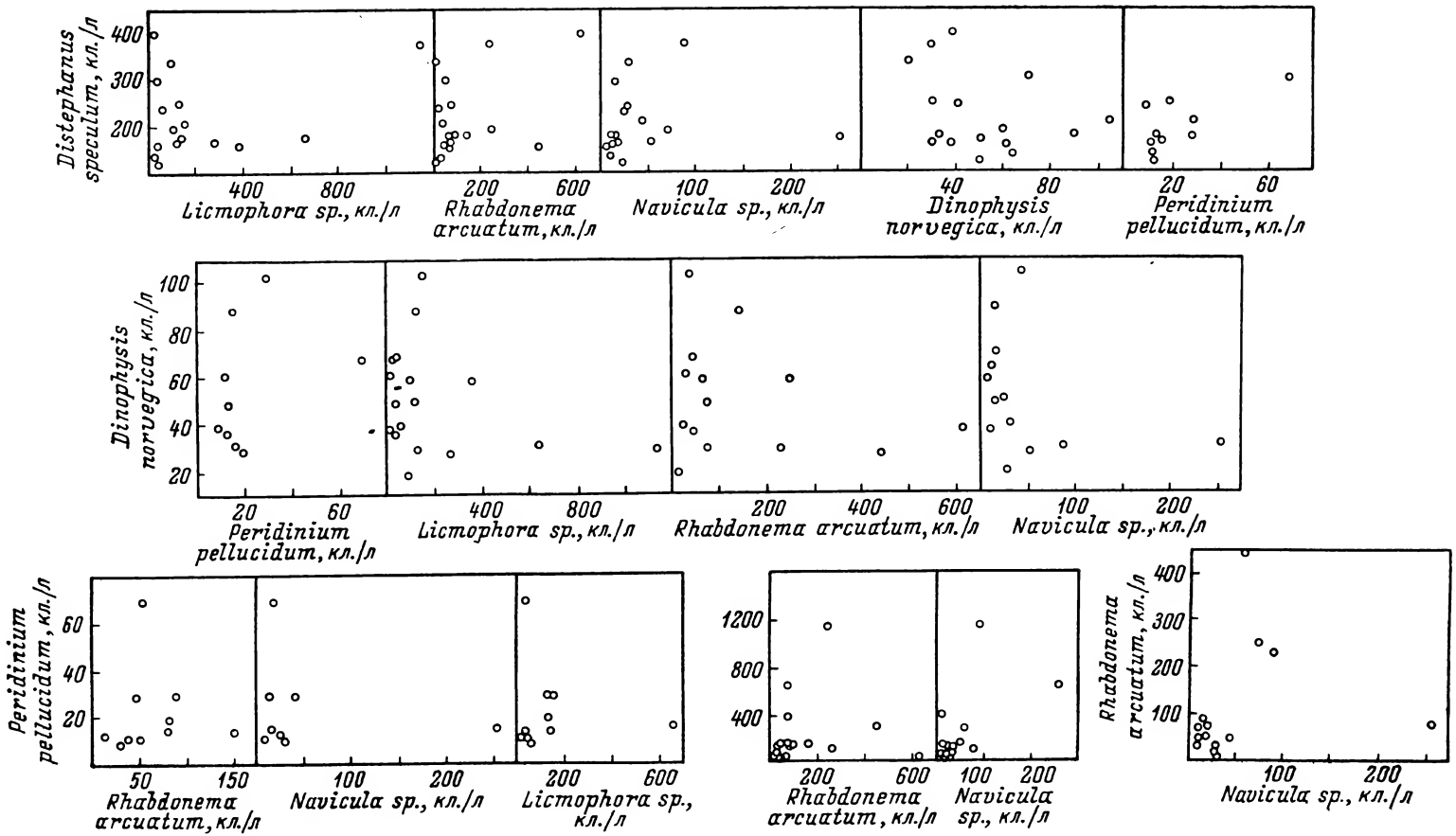


Рис. 2. Двумерные диаграммы распределения численности видов в факторном эксперименте.

На осях абсцисс и ординат — численность в кл/л.

бавок. Как одно из средств многофакторного анализа, этот метод позволяет находить количественные оценки воздействия компонентов системы на численность отдельных популяций, продукцию фитопланктона, размеры клеток отдельных видов и т. д. Однако при всей своей строгости и эффективности метод не лишен недостатков, относящихся вообще к методу подкормок как способу разведки питательных потребностей фитопланктонного сообщества. Отклик на добавку какого-либо компонента не всегда можно считать сигналом о его недостаточности в окружающей среде. Ведь при естественном уровне фактора в водоеме интенсивность жизни, включая и ее первое звено — организмы фитопланктона — определяется скоростью оборота дефицитных элементов в системе через трофические звенья. Добавляя дефицитный компонент, мы просто изменяем его количество, находящееся в обращении, что приводит к изменению масштаба процессов в экосистеме в целом. Кроме того, сам метод добавок не безупречен в своей основе еще и потому, что установленная в последние годы прямая зависимость потребления компонента от его концентрации одной и той же единицей биомассы (Федоров и Белая, 1970) делает тест «отклик значит дефицит», лежащий в основе метода добавок, далеко не безупречным. Вместе с тем указанные недостатки не должны затрагивать саму идею использования оптимальных планов, предусматривающих одновременное изучение многих переменных, т. е. позволяющих эффективно исследовать именно сложные системы, к которым относится и фитопланктонное сообщество.

ЛИТЕРАТУРА

Баславская С. С., О. И. Кобленц-Мишке, Л. А. Удалова и Е. А. Чистякова. (1952). Действие удобрений на фотосинтетическую деятельность фитопланктона в водоеме. ДАН СССР, 82, 5.— Бейли Н. (1964). Статистические методы в биологии. — Гусева К. А. (1938). Гидробиологическая производительность и прогноз цветения водоемов. Микробиология, 7, 3. — Кабанова Ю. Г. (1967). Изучение минерального питания морского фитопланктона. Океанология, 7, 3. — Кобленц-Мишке О. И. (1955). О потребностях некоторых черноморских водорослей в элементах минерального питания. Тр. Инст. океанологии, 13. — Кокин К. А., Т. И. Кольцова и Т. В. Хлебович. (1970). Состав и динамика фитопланктона Карельского побережья Белого моря. Бот. ж., 55, 4. — Кольцова Т. И. (1970). Определение объема и поверхности клеток фитопланктона. Научн. докл. высш. школы, сер. биол. науки, 6. — Кузнецов С. И. (1945). Биологический метод оценки богатства водоема биогенными элементами. Микробиология, 14, 4. — Максимов В. Н. и В. Д. Федоров. (1966). О математическом планировании биологических экспериментов. Изв. АН СССР, сер. биол., 6. — Максимов В. Н. и В. Д. Федоров. (1969а). Математическое планирование биологических экспериментов. В сб.: Математические методы в биологии. — Максимов В. Н. и В. Д. Федоров. (1969б). Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов.— Мудрецова К. А. (1941). Прогноз цветения воды водохранилищ. В кн.: Водохранилища для водоснабжения промышленных предприятий и населенных мест. — Романовский В. И. (1947). Применение математической статистики в опытном деле. — Семин В. А. и В. М. Хромов. (1968). О влиянии фосфора, кремния, железа, нитратного и аммиачного азота на продукцию фитопланктона. Вестн. МГУ, сер. биол., 1.— Федоров В. Д. (1967). Изучение методами математического планирования влияния добавок биогенных элементов на первичную продуктивность водоемов. Бюлл. МОИП, нов. сер., 72, 5. — Федоров В. Д. (1969а). Доминирующие формы фитопланктона Белого моря. ДАН СССР, 188, 4. — Федоров В. Д. (1969б). О корреляции между биомассой особи и предельной численностью популяций в фитопланктонном сообществе. ДАН СССР, 188, 3. — Федоров В. Д. и В. Н. Максимов. (1967). Изучение первичной продукции водоемов методом планируемых добавок биогенных элементов. Научн. докл. высш. школы, сер. биол. науки, 4. — Федоров В. Д. и В. А. Семин. (1970). Изучение связи первичной продукции с гидрохимическим режимом водоема (Карельское побережье Белого моря). Океанология, 10, 2. — Федоров В. Д., В. А. Семин, В. Н. Максимов и В. Г. Богоров. (1967). Исследование методом планируемых добавок влияния некоторых биогенных элементов на первичную продукцию в Чупинской губе Белого моря. ДАН СССР, 175, 2. — Федоров В. Д. и Т. И. Белая. (1970). Определение коэффициентов восстановления азота и фосфора и расчет первичной продукции Белого моря методом баланса питательных солей. Научн. докл. высш. школы, сер. биол. науки, 3. — Францев А. В. (1932). Опыт оценки гидробиологической производительности москворецкой воды. Микробиология, 1, 2. — Хромов В. М. и В. А. Семин. (1967).

Исследование методом случайного баланса и методом дробного факторного эксперимента влияния добавок биогенных элементов на первичную продукцию Черного моря. Бюлл. МОИП, сер. биол., 5. — Fisher R. A. (1925). Statistical methods for research works. — Gaarder T. (1932). Untersuchungen über Productions- und Lebensbedingungen in Norwegischen Austern-Pollen. Bergens Museums Arbook, Naturwiss. rekke, 3. — Goldberg E. D. (1952). Iron assimilation by marine diatoms. Biol. Bull., 102, 3. — Gran H. H. (1933). Studies on the biology and chemistry of Gulf of Maine. 2. Distribution of Phytoplankton in August 1932. Biol. Bull., 64, 2. — Harvey H. W. (1933). On the rate of diatom growth. J. Marine Biol. Assoc. U. K., 19, 1. — Harvey H. W. (1937). On supply of iron to diatoms. J. Marine Biol. Assoc. U. K., 22, 1. — Menzel D. W., Hulburt E. M. a. J. H. Ryther. (1963). The effects of enriching Sargasso Sea water on the production and species composition of the phytoplankton. Deep. Sea Res., 10. — Ryther J. H. a. R. R. Guillard. (1959). Enrichment experiments as a means of studying nutrients limiting to phytoplankton production. Deep. Sea Res., 6. — Schreiber E. (1927). Die Reinkultur von marinem Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Productionsfähigkeit des Meerwassers. Wiss. Meeresunters., N. F., Abt., Helgol., 16, 10. — Schreiber E. (1929). Die Methoden einer physiologischen Meerwasseranalyse. Rapp. et Proc. verbaux des reunions, 53. — Trauter D. J. a. B. S. Newell. (1963). Enrichment experiments in the Indian Ocean. Deep. Sea Res., 10.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова.

(Получено 13 I 1971).

SUMMARY

The requirements of the mass forms of the White Sea (Karelian coast, the bay of Chupa) phytoplankton for the main elements of mineral nutrition (NO_3, NH_4, P, Si, Fe) has been studied with the method of planned additions. Tests were carried on according to the plan of fractional factor experiment FFE 2^{5-1} from the 28th of May to the 26th of September, 1967. The requirement of mass forms in the elements studied was judged of by the changes in number of each one after additions.

As result of mathematical treatment of the data equations were obtained, connecting the number of algae mass forms with the concentrations of experimentally studied elements. It has been found that all the mass species can be devided according to their attitude towards the elements of mineral nutrition into two groups: «nitro-phosphorophilic» (*Sceletonema costatum*, *Chaetoceros compressus*, *Ch. laciniosus*, *Ch. constrictus*) and «nitrophilic» (*Thalassionema nitzschioides*, *Chaetoceros similis*, *Ch. debilis*, *Ch. subtilis*, *Ch. curvisetus*). The comparison of species occurring together and forming the association of phytoplankton has made it possible to substantiate the statement of the complementarity of phytoplankton association structure, according to which species occurring together supplement each other in requirements of mineral nutrition elements.

The article includes 3 textfigures, 5 tables and a list of quoted publications, containing 35 names of works by Soviet and foreign authors.

УДК 582 : 001.4 : 582.33

Р. Н. Шляков

О ВЫСШИХ ТАКСОНАХ ПЕЧЕНОЧНИКОВ — КЛАССА *HEPATICAE* S. STR.

R. N. SCHLYAKOV. ON THE HIGHER TAXA OF LIVERWORTS (*HEPATICAE* S. STR.)

В статье анализируется объём порядков в классе Hepaticae, как он принят в существующих системах класса. Приводятся доводы в пользу повышения ранга таксонов выше семейства, в частности принятия для печеночников категории надпорядка. Дается краткий обзор системы печеночников, основанной на системе, разработанной Р. М. Шустером (Schuster, 1966a), но с коррективами в отношении объема таксонов и содержания некоторых из них. Обзор включает перечисление надпорядков, порядков и подпорядков обоих подклассов печеночников (т. е. юнгерманниевых и маршанциевых) с их сжатой характеристикой и перечнем относящихся к ним семейств.

Если мы сравним основные существующие ныне системы печеночников (класса *Hepaticae* s. str., или *Hepaticopsida*) с системой листостебельных мхов М. Флейшера (Fleischer, 1920), то при внимательном анализе увидим несоответствие в объеме или лучше сказать в содержании порядков обоих классов.

Система Флейшера, принятая с теми или иными видоизменениями большинством бриологов, основывается на положении, что у крупных систематических групп основное значение придается спорофиту, который в меньшей степени зависит от внешних условий, тогда как у более мелких групп — порядков и особенно подпорядков — наиболее важную роль играет гаметофит (Fleischer, 1920).

У печеночников дело обстоит несколько иначе. Здесь на первом месте стоит деление не столько по признакам спорофита (хотя различия в строении спорофита также довольно глубокие), сколько по кардинальным признакам строения гаметофита, различия по которым сочетаются с различиями по таким важным признакам, как тип онтогенетического развития гаметангиев и спорофита (у *Musci*, насколько можно судить по имеющимся данным, в этом отношении различия отсутствуют или они незначительны). Мы считаем, что это деление ни в коей мере не соответствует делению листостебельных мхов на порядки в системе Флейшера, хотя в большинстве современных руководств и сводок, в той или иной степени касающихся систематики печеночников (Smith, 1938, 1955; Müller, 1951—1958; Reimers, 1954, и др.), наиболее крупные систематические единицы печеночников расцениваются как порядки. Мы вполне согласны с Р. М. Шустером (1953, 1958, 1963, 1966a), который, в соответствии с Энглером (Engler, 1893), трактует высшие систематические единицы класса как подклассы *Jungermanniae* (=*Jungermanniidae*) и *Marchantiae* (=*Marchantiidae*). Однако, по нашему мнению, и порядки в понимании Шустера слишком крупны по сравнению с объемом этого таксона в системах других групп высших растений — листостебельных мхов (Fleischer, 1920) и цветковых растений (ср. Тахтаджян, 1966, 1970). Мы считаем отнюдь не случайным, например, что в имеющихся в настоящее время учебниках и руководствах общего характера по систе-

матике растений нет описания порядков листостебельных мхов, но всегда даются описания «порядков» печеночников, в том числе и порядков в понимании Шустера: «порядки» печеночников представляют собой более крупные систематические единицы, чем порядки листостебельных мхов.[1] Мы думаем, что они скорее соответствуют группам порядков Флейшера (Reihengruppen). Наиболее удобным и подходящим обозначением для таких таксонов мы считаем название, предложенное А. Л. Тахтаджяном (1964, 1966) — надпорядок (superordo).

Основание для повышения ранга порядков в понимании Шустера мы видим в том, что в рамках этих порядков объединяются систематические группы, характеризующиеся глубокими различиями как в признаках гаметофита, так и в признаках спорофита и гаметангиев. По нашему мнению, эти группы, обозначаемые Шустером как подпорядки, в значительной мере заслуживают ранга порядка. В качестве яркого примера можно привести подпорядок *Porellineae* Schust., примерно соответствующий группе семейств *Jubuleae* К. Мюллера (Müller, 1951—1958 : 553, 1227), но с включением еще семейств *Porellaceae* Cavers (*Madothecaceae* K. Müll.) и *Goebeliellaceae* Verd. Этот подпорядок отличается от центрального подпорядка — *Jungermanniineae* рядом существенных признаков. Из признаков гаметофита назовем: набегающе прикрепленные и расположенные сложенные листья, брюшная часть («лопасть») которых значительно мельче спинной, загнуты под нее и прикрыта ею; ветвление всегда терминальное, боковое, хотя нередко подпазушное, не бывает интеркалярным — брюшным или пазушным; ризоиды ограничены небольшими участками у оснований амфигастриев; бесполое размножение только посредством одиночных дисковидных выводковых тел или легко опадающих листьев, одно-двухклеточные выводковые почки, пучковидно отходящие от верхушек листьев, так характерные для многих семейств остальных *Jungermanniales*, никогда не развиваются. Заслуживает внимания, что среди *Porellineae*, несмотря на большое число видов (не менее 1500), да и родов (не менее 75), мы совершенно не находим образования вокруг развивающегося спорогона защитных органов стеблевого происхождения — перигиниев, целокаула или так называемого стеблевого колпачка (shoot-calyptra), которые широко представлены среди остальных *Jungermanniales*.

Из признаков спорофита нужно отметить короткую ножку спорогона, которая, как правило, едва выносит коробочку из перианция; крупные, позже обычно многоклеточные споры, прорастающие часто внутри коробочки; нередкое наличие прикрепленных к верхушкам створок элатер.

Мы считаем, что систематическая ценность приведенного комплекса различий между *Porellineae* и остальными *Jungermanniales* отнюдь не меньшая, чем различий между порядками листостебельных мхов, и что эти различия являются результатом весьма длительного независимого развития групп в разных направлениях. Поэтому мы считаем вполне обоснованным выделение *Porellineae* вместе с близким к нему подпорядком *Radulineae* Schust. в особый порядок *Porellales*. Хотя, как указывает Шустер (1966а : 650, 654), *Radulineae* и *Porellineae* различаются между собой весьма существенно по ряду признаков, все же несомненно, как это и указывает Шустер (1966а : 651), что они стоят друг к другу значительно ближе, чем к остальным подпорядкам *Jungermanniales*. Учитывая их различия, мы считаем наиболее правильным сохранить их в качестве самостоятельных подпорядков порядка *Porellales*.

Сказанное в отношении *Porellineae* и *Radulineae* в той или иной мере относится и ко многим другим подпорядкам Шустера, на чем мы более подробно остановимся ниже. Надо сказать, что повышение в ранге мно-

[1] С утверждениями (Cavers, 1910; Smith, 1938, 1955; Тахтаджян, 1956), что разделение юнгерманниевых печеночников (т. е. *Jungermanniidae*) на анакрогинные и акрогинные является искусственным, согласиться нельзя: это естественные группы, различающиеся рядом весьма существенных признаков и развивающиеся независимо (ср. Schuster, 1967а : 4).

УДК 582 : 001.4 : 582.3

Р. Н. Шляков

О ВЫСШИХ ТАКСОНАХ ПЕЧЕНОЧНИКОВ — КЛАССА *HEPATICAE* S. STR.

R. N. SCHLYAKOV. ON THE HIGHER TAXA OF LIVERWORTS (*HEPATICAE* S. STR.

В статье анализируется объем порядков в классе Hepaticae, как он принят в существующих системах класса. Приводятся доводы в пользу повышения ранга таксонов выше семейства, в частности принятия для печеночников категории надпорядка. Дается краткий обзор системы печеночников, основанной на системе, разработанной Р. М. Шустером (Schuster, 1966a), но с коррективами в отношении объема таксонов и содержания некоторых из них. Обзор включает перечисление надпорядков, порядков и подпорядков обоих подклассов печеночников (т. е. юнгерманниевых и маршанциевых) с их сжатой характеристикой и перечнем относящихся к ним семейств.

Если мы сравним основные существующие ныне системы печеночников (класса *Hepaticae* s. str., или *Hepaticopsida*) с системой листостебельных мхов М. Флейшера (Fleischer, 1920), то при внимательном анализе увидим несоответствие в объеме или лучше сказать в содержании порядков обоих классов.

Система Флейшера, принятая с теми или иными видоизменениями большинством бриологов, основывается на положении, что у крупных систематических групп основное значение придается спорофиту, который в меньшей степени зависит от внешних условий, тогда как у более мелких групп — порядков и особенно подпорядков — наиболее важную роль играет гаметофит (Fleischer, 1920).

У печеночников дело обстоит несколько иначе. Здесь на первом месте стоит деление не столько по признакам спорофита (хотя различия в строении спорофита также довольно глубокие), сколько по кардинальным признакам строения гаметофита, различия по которым сочетаются с различиями по таким важным признакам, как тип онтогенетического развития гаметангиев и спорофита (у *Musci*, насколько можно судить по имеющимся данным, в этом отношении различия отсутствуют или они незначительны). Мы считаем, что это деление ни в коей мере не соответствует делению листостебельных мхов на порядки в системе Флейшера, хотя в большинстве современных руководств и сводок, в той или иной степени касающихся систематики печеночников (Smith, 1938, 1955; Müller, 1951—1958; Reimers, 1954, и др.), наиболее крупные систематические единицы печеночников расцениваются как порядки. Мы вполне согласны с Р. М. Шустером (1953, 1958, 1963, 1966a), который, в соответствии с Энглером (Engler, 1893), трактует высшие систематические единицы класса как подклассы *Jungermanniae* (=*Jungermanniidae*) и *Marchantiae* (=*Marchantiidae*). Однако, по нашему мнению, и порядки в понимании Шустера слишком крупны по сравнению с объемом этого таксона в системах других групп высших растений — листостебельных мхов (Fleischer, 1920) и цветковых растений (ср. Тахтаджян, 1966, 1970). Мы считаем отнюдь не случайным, например, что в имеющихся в настоящее время учебниках и руководствах общего характера по систе-

матике растений нет описания порядков листостебельных мхов, но всегда даются описания «порядков» печеночников, в том числе и порядков в понимании Шустера: «порядки» печеночников представляют собой более крупные систематические единицы, чем порядки листостебельных мхов.[1] Мы думаем, что они скорее соответствуют группам порядков Флейшера (Reihengruppen). Наиболее удобным и подходящим обозначением для таких таксонов мы считаем название, предложенное А. Л. Тахтаджяном (1964, 1966) — надпорядок (superordo).

Основание для повышения ранга порядков в понимании Шустера мы видим в том, что в рамках этих порядков объединяются систематические группы, характеризующиеся глубокими различиями как в признаках гаметофита, так и в признаках спорофита и гаметангиев. По нашему мнению, эти группы, обозначаемые Шустером как подпорядки, в значительной мере заслуживают ранга порядка. В качестве яркого примера можно привести подпорядок *Porellineae* Schust., примерно соответствующий группе семейств *Jubuleae* К. Мюллера (Müller, 1951—1958 : 553, 1227), но с включением еще семейств *Porellaceae* Cavers (*Madothecaceae* K. Müll.) и *Goebeliellaceae* Verd. Этот подпорядок отличается от центрального подпорядка — *Jungermanniineae* рядом существенных признаков. Из признаков гаметофита назовем: набегающе прикрепленные и расположенные сложенные листья, брюшная часть («лопасть») которых значительно мельче спинной, загнуты под нее и прикрыта ею; ветвление всегда терминальное, боковое, хотя нередко подпазушное, не бывает интеркалярным — брюшным или пазушным; ризоиды ограничены небольшими участками у оснований амфигастриев; бесполое размножение только посредством одиночных дисковидных выводковых тел или легко опадающих листьев, одно-двухклеточные выводковые почки, пучковидно отходящие от верхушек листьев, так характерные для многих семейств остальных *Jungermanniales*, никогда не развиваются. Заслуживает внимания, что среди *Porellineae*, несмотря на большое число видов (не менее 1500), да и родов (не менее 75), мы совершенно не находим образования вокруг развивающегося спорогона защитных органов стеблевого происхождения — перигиниев, целокаула или так называемого стеблевого колпачка (shoot-calyptra), которые широко представлены среди остальных *Jungermanniales*.

Из признаков спорофита нужно отметить короткую ножку спорогона, которая, как правило, едва выносит коробочку из перианция; крупные, позже обычно многоклеточные споры, прорастающие часто внутри коробочки; нередкое наличие прикрепленных к верхушкам створок элатер.

Мы считаем, что систематическая ценность приведенного комплекса различий между *Porellineae* и остальными *Jungermanniales* отнюдь не меньшая, чем различий между порядками листостебельных мхов, и что эти различия являются результатом весьма длительного независимого развития групп в разных направлениях. Поэтому мы считаем вполне обоснованным выделение *Porellineae* вместе с близким к нему подпорядком *Radulineae* Schust. в особый порядок *Porellales*. Хотя, как указывает Шустер (1966а : 650, 654), *Radulineae* и *Porellineae* различаются между собой весьма существенно по ряду признаков, все же несомненно, как это и указывает Шустер (1966а : 651), что они стоят друг к другу значительно ближе, чем к остальным подпорядкам *Jungermanniales*. Учитывая их различия, мы считаем наиболее правильным сохранить их в качестве самостоятельных подпорядков порядка *Porellales*.

Сказанное в отношении *Porellineae* и *Radulineae* в той или иной мере относится и ко многим другим подпорядкам Шустера, на чем мы более подробно остановимся ниже. Надо сказать, что повышение в ранге мно-

[1] С утверждениями (Cavers, 1910; Smith, 1938, 1955; Тахтаджян, 1956), что разделение юнгерманниевых печеночников (т. е. *Jungermanniidae*) на анакрогинные и акрогинные является искусственным, согласиться нельзя: это естественные группы, различающиеся рядом весьма существенных признаков и развивающиеся независимо (ср. Schuster, 1967а : 4).

гих подпорядков Шустера позволяет дать определенный таксономический ранг, например, весьма естественным группам семейств подпорядка *Jungermanniineae*, обозначаемым Шустером как ряды семейств (series *a*—*d*). Их можно рассматривать тогда как подпорядки в рамках порядка. По нашему мнению, кажущееся несоответствие между сравнительно небольшим количеством видов печеночников и большим числом порядков, которые мы выделяем, не противоречит нашим установкам: даже в пределах одного «порядка» в смысле Шустера филогенетическое развитие с весьма отдаленных эпох проходило по нескольким направлениям (в частности, среди его *Metzgeriales* — по крайней мере с карбона, если не с девона или ранее).[1]

Прежде чем перейти к изложению конкретного материала по интересующему нас вопросу необходимо определить основные принципы, по которым нужно строить систему. Мы не намерены создавать свою систему, принципиально отличную от ныне существующих, поскольку не имеем для этого достаточного материала, а зарубежными гепатикологами (Th. Herzog, R. M. Schuster, Marg. Fulford, E. A. Hodgson и др.) проделана большая и важная работа по изучению печеночников южного полушария, которая дала много для понимания истинных взаимоотношений между различными группами печеночников.

Итогом этой работы, хотя и не окончательным, по признанию самого автора, является система Р. М. Шустера (1966а, б, в), которая, по нашему мнению, представляет собой наиболее обоснованную из всех существующих систем.

Нам представляется, в частности, вполне убедительным положение, что первичным, по крайней мере среди листостебельных печеночников, является прямостоячий, радиально построенный гаметофит с равными сегментами стебля и с одинаковыми листьями (изофилия), формирующийся тетраэдральной верхушечной клеткой (Schuster, 1966а; Fulford, 1965 : 29; ср. Зеров, 1966 : 12). Исходя из этого, представляется бесспорным, что наиболее примитивными из существующих ныне являются печеночники из порядков *Takakiales* Hatt. et Inoue ex Schust. и *Haplomitriales* Buch (*Calobryales* Campb.). Веский довод в пользу такой трактовки — общность ряда признаков *Haplomitriales* с листостебельными мхами, которая позволяет говорить о древности этого порядка при сравнительно недалеких в филогенетическом отношении от *Haplomitriales* общих предков обоих классов. Кроме радиального строения и изофилии у *Haplomitriales*, следует отметить такие важные признаки, сближающие *Haplomitriales* и листостебельные мхи, как общий у обеих групп тип онтогенетического развития антеридиев и архегониев, резко отличный от типа их развития у остальных печеночников, и сходство в форме и строении архегониев (длинная шейка со многими канальцевыми клетками). При этом важно подчеркнуть, что развитие антеридиев и архегониев у *Haplomitriales* на первых порах происходит одинаково, следовательно, у них еще не закончена дифференциация мужских и женских гаметангиев.

Соответственно этому наиболее примитивными из собственно юнгерманниевых печеночников, т. е. *Jungermannianae* являются таксоны, характеризующиеся прямостоячим ростом и тремя одинаковыми рядами листьев, хотя выводить их из *Haplomitrianae* не представляется возможным при совершенно различном у них строении как гаметофита, так и спорофита.

С другой стороны, вряд ли можно сомневаться в том, что развитие слоевищных и листостебельных юнгерманниевых печеночников происходило независимо в течение весьма длительного времени (во всяком случае не позже, чем со второй половины палеозоя), и что слоевищные печеночники не могли произойти в основной своей массе от листостебельных, как это предполагали Фердорн (Verdoorn, 1932), Эванс (Evans, 1939) и другие (ср. Schuster, 1966а, 1967а; Зеров, 1966 : 10). Однако мы считаем более логичным ставить анакрогинные юнгерманниевые (*Metzgerianae*) на второе место после гапломитриевых, а не в конце *Jungermanniidae*, как это делает Шустер (1966а, б, в). Ибо несомненно, что акрогинные юнгерманниевые (*Jungermannianae*) в общем представляют более продвинутую группу по сравнению с *Metzgerianae* (ср. Зеров, 1951, 1966); к тому же, по данным Берри (Berrie, 1963) и самого же Шустера (1967а), по ряду признаков *Metzgerianae* стоят к *Haplomitrianae* значительно ближе, чем *Jungermannianae*.

Что касается *Marchantiidae*, то несомненно, что они представляют собой ли-

[1] Достаточно сказать, что в девонских отложениях найдены остатки печеночника *Pallavicinites devonicus* (Hueber) Schust. (*Hepaticites devonicus* Hueber), по морфологическим признакам сходного с современным родом *Pallavicinia*, а в карбоне — *Treubites kidstonii* (Walt.) Schust. (*Hepaticites kidstonii* (Walt.), чрезвычайно близкого к современному роду *Treubia*.

нию развития, независимую от *Jungermanniidae*. Учитывая значительно более высокую дифференциацию их гаметофита и менее четкие связи с примитивными группами, чем у *Jungermanniidae*, мы ставим их в конце системы. Однако, по нашему мнению, взаимное расположение подклассов не имеет принципиального значения.

Итак, рассмотрим состав обоих подклассов печеночников, исходя из изложенных выше принципов. В соответствии со ст. 36 Международного кодекса ботанической номенклатуры (1964), мы даем для новых таксонов латинские диагнозы или ссылки на ранее эффективно обнародованные латинские диагнозы таксонов примерно такого же объема, но, как правило, в более низком ранге. То же мы делаем и в отношении таксонов, ранее выделенных без латинского диагноза.

Подкласс I. JUNGERMANNIIDAE

Надпорядок I. HAPLOMITRIANAE Schljak.

Superordo *Haplomitrianae* Schljak. superordo nov. — Ordo *Calobriales* Campb. ex G. M. Smith, 1938, Crypt. bot. 2 : 68, emend. Schust., 1967, Nova Hedwigia, 13 : 5, sine descr. lat.

Gametophyton erectum, triseriatim vel irregulariter triseriatim, interdum subspiraliter foliosum, plerumque radiale, rarius dorsiventrale, tunc foliis darsalibus minoribus. Rhizoides desunt. Capsula (*Haplomitriales*) parietibus unistratosis.

Этот надпорядок мы принимаем в объеме порядка *Calobryales*, как он понимается в работе Шустера, 1967а, т. е. с включением в него порядка *Takakiales* (в этой работе Шустера в ранге подпорядка).

В соответствии с этим в надпорядок мы включаем два порядка.

[Порядок 1. **TAKAKIALES** Hatt. et Inoue ex Schust., 1963

Содержит одно семейство — *Takakiaceae* Hatt. et Inoue] [1]

Порядок 2. **HAPLOMITRIALES** Buch, 1936 sine descr. lat. — *Calobryales* Campb. ex G. M. Smith, 1938, sine descr. lat.

Gametophyton regulariter triseriatim foliosum folii subplanis, unistratosis vel basi 2—3 (4) stratosis, integris. Archegonia pro parte saltem gregaria, collo e cellulis longitudinaliter quadriseriatis constante.

Содержит одно семейство — *Haplomitriaceae* Děd.[2]

Надпорядок II. METZGERIANAE Schljak.

Superordo *Metzgerianae* Schljak. superordo nov. — Ordo *Metzgeriales* Chalaud, 1930, Ann. Bryol., 3 : 41, sine descr. lat.

Plantae dorsiventrales, plerumque thallosae. Rhizoides semper adsunt. Archegonia et antheridia ad faciem dorsalem frondis vel ramorum huius sita. Capsula parietibus 2—5-stratosis.

В рамках этого надпорядка мы считаем возможным выделить 4 порядка.

[Порядок 3. **TREUBIALES** Schljak.

Ordo *Treubiales* Schljak. ordo nov. — *Metzgeriales* subordo *Treubiineae* Schust., 1964, Journ. Hattori Bot. Lab., 27 : 184 («*Treubiinae*»), sine descr. lat.

Frondes axi cauliformi, lobis foliiformibus («foliis») plerumque multistratosis. Cellulae dimorphae, aliae corpuscula oleosa continentes, aliae chlorophylliferae corpus-

[1] В квадратных скобках даны таксоны, не представленные в пределах СССР.

[2] Поскольку выделение *Calobryum* в качестве отдельного от *Haplomitrium* рода не оправдано (Schuster, 1963 : 225; 1966a : 631; 1967a), согласно статье 18, прим. 1 Международного кодекса ботанической номенклатуры (1964), название сем. *Calobryaceae* не может быть сохранено. К тому же название *Haplomitriaceae*, данное Дедечеком (Dědeček, 1886 : 11) является приоритетным по отношению к *Calobryaceae* Goeb., 1889. Поэтому и названия высших таксонов производятся от родового названия *Haplomitrium*.

culis oleosis nullis. Organa sexualia eminentiis frondis squamiformibus tecta. Pseudoperianthium deest. Capsula parietibus 3—4 stratosis, epidermide hyalina, membranis cellularum non incrassatis.

Отличительные особенности этого порядка, резко ограничивающие его от остальных порядков *Metzgerianae*, это: расчлененность гаметофита на стеблеобразную ось и многослойные листовидные выросты; диморфизм клеток (часть клеток содержит крупные масляные тельца, почти заполняющие их полость, остальные без масляных телец, но с многочисленными хлоропластами; бесцветные и без утолщений стенки клеток эпидермиса коробочки; от *Fossombroniales*, имеющих большей частью листостебельное строение и бесцветные стенки клеток коробочки, порядок отличается интеркалярным ветвлением, многослойными «листьями», диморфизмом клеток и отсутствием псевдоперианция.

Порядок включает одно семейство — *Treubiaceae* Verd.].

[Порядок 4. **PHYLLOTHALLIALES** (Schust.) Schljak.

Ordo *Phyllothalliales* (Schust.) Schljak. ordo nov. — Ordo *Metzgeriales* subordo *Phyllothalliineae* Schust., 1967б, Trans. Brit. Bryol. Soc. 5, 2 : 283 («*Phyllothalliinae*»).

Имеющиеся материалы по двум известным представителям субантарктического семейства *Phyllothalliaceae* Hodgs. — *Phyllothallia nivicola* Hodgs. (Hodgson, 1964: Proskauer, 1965) и *Ph. fuegiana* Schust. (Schuster, 1967б) недостаточны для полной его характеристики, поскольку у них отсутствуют не только спорогоны, но и оплодотворенные архегонии, что не дает возможности судить о наличии или отсутствии у них обертки. Тем не менее строение гаметофита (слоевище со стеблеобразной осью и супротивно отходящими, многослойными листовидными лопастями («листьями»), отсутствие диморфизма клеток, свойственного *Treubiaceae*; архегонии, расположенные между «листьями» и окруженные мясистыми чешуевидными или вальковатыми выростами слоевища), по-видимому, оправдывают выделение этого крайне олиготипного и несомненно древнего семейства в самостоятельный подпорядок (Schuster, 1967б), а в нашем понимании — порядок надпорядка *Metzgerianae*, отличный от *Fossombroniales* и *Treubiales*].

Порядок 5. **FOSSOMBRONIALES** Schljak.

Ordo *Fossombroniales* Schljak. ordo nov. — *Metzgeriales* subordo *Fossombroniineae* Schust., 1964, Journ. Hattori Bot. Lab., 27 : 184 («*Fossombroniinae*»), sine descr. lat. — *Jungermanniaceae* trib. *Codonieae* Dum., 1831. Syll. Jungerm. Eur. : 29.

Как правило, листостебельное строение гаметофита; незащищенные гаметангии (обертка развивается только после оплодотворения архегония); бесцветная, двуслойная, неправильно разрушающаяся стенка коробочки без утолщений оболочек ее клеток — вот особенности этого порядка.

Порядок содержит одно семейство — *Fossombroniaceae* Evans.

Порядок 6. **METZGERIALES** Schust. emend. Schljak.

Ordo *Metzgeriales* Chalaud, 1930, Ann. Bryol., 3 : 41, sine descr. lat., pro p. (quoad subord. *Pelliinae* Schust. et *Metzgeriinae* Schust.).

Plantae fere semper thallosae. Capsula parietibus 2—5 stratosis, valvis 2—4 (5) dehiscens, epidermidis cellulis semper coloratis.

Подпорядок 1. **Pelliineae** Schust.

Subordo *Pelliineae* Schust., 1964, Journ. Hattori Bot. Lab., 27 : 184 («*Pelliinae*»), sine descr. lat.

Planta thallosa, raro subfolioso-thallosa. Gametangia ad faciem frondis dorsalem disposita. Capsula cellulis numquam elongatis; elaterophorum apicale plerumque deest, basale saepe adest.

К этому подпорядку относятся слоевищные *Metzgerianae* с гаметангиями, расположенными на спинной стороне самого слоевища. В отличие от следующего подпорядка, коробочка без верхушечного элатероносца, но нередко с базальным элатероносцем.

Подпорядок включает 2 семейства — *Blasiaceae* Evans и *Pallaviciniaceae* Evans emend. Schust. с 5 подсемействами (Schuster, 1964а) или, может быт, правильнее, 5 семейств: *Blasiaceae* Evans, *Allisoniaceae* (Schust.), *Pelliaceae* Evans, *Makinoaceae* Reimers и *Pallaviciniaceae* Evans.

Подпорядок 2. **Metzgeriineae** Schust.

Subordo *Metzgeriineae* Schust., 1964, Journ. Hattori Bot. Lab., 27 : 185 («*Metzgeriinae*») sine descr. lat. — *Jungermanniaceae* subtrib. *Metzgerieae* Spruce, 1885, Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh, 15 : 539.

Отличительные признаки подпорядка — развитие гаметангиев на специальных сильно укороченных боковых ветвях; удлиненные клетки эпидермиса коробочки; наличие верхушечного элатероносца.

К подпорядку относятся сем. *Hymenophytaceae* Schust., *Aneuraceae* Limpr. и *Metzgeriaceae* Limpr.

Надпорядок III. **JUNGERMANNIANAE** Schljak.

Superordo *Jungermannianae* Schljak. superordo nov. — Ordo *Jungermanniales* Limpr., 1876, in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien, 1 : 244 («*Jungermanniaceae*»), sine descr. lat., emend. Schust., 1953, Amer. Midl. Natur., 49, 304.

Plantae fere semper foliosae, dorsiventrales, foliis biseriatis vel inaequaliter triseriatis, ventralibus minoribus, raro radiales, isophyllae, sed tunc foliis devisis vel dissectis. Rhizoides saepissime adsunt. Archegonia pro more apicalia. Capsula parietibus 1 (2)—8 (10) stratosis.

В этом надпорядке мы выделяем 6 порядков. Они не полностью соответствуют подпорядкам Шустера; часть подпорядков мы считаем целесообразным объединить в один порядок, а у части — изменить их границы.

Порядок 7. **PTILIDIALES** Schljak.

Ordo *Ptilidiales* Schljak. ordo nov. — *Jungermanniales* subordo *Ptilidineae* Schust., 1953, Amer. Midl. Natur., 49 : 302 et 526 («*Ptilidiinae*»), pro p.

Plantae triseriatim foliosae. Amphigastria foliis lateralibus subaequimagna vel eis vix minora, forma et modo dissectionis consimilia. Rhizoides ad bases amphigastriorum plerumque limitati. Caulis ac seta numquam epidermidem e cellulis magnis hyalinis constitutam praebent. Gametangia apicalia in caule principali vel in ramis lateralibus elongatis foliosis sita.

Хотя *Ptilidiales* не отграничены резко от центрального порядка *Jungermannianae—Lophoziales*, мы считаем целесообразным выделить их в особый порядок. Это оправдывается наличием ряда признаков, которые связаны с примитивным характером составляющих порядок таксонов и отделяют их от *Lophoziales* и других порядков *Jungermannianae*. Это более или менее четко выраженная изофилия (амфигастрии, как правило, почти равны листьям и едва отличаются от них по форме); ризоиды, приуроченные к основаниям амфигастриев; частое отсутствие перианция, сопряженное с развитием особой формы плодового мешка-целокаула, образующегося в результате разрастания ткани побега, расположенной непосредственно под архегониями.

Наличие непосредственных филогенетических связей с вышестоящими порядками мы отнюдь не считаем доводом против принятия *Ptilidiales* за особый порядок: такие связи отнюдь не редки, например, между разными порядками покрытосемянных.

В порядке *Ptilidiales* мы выделяем, в соответствии с высказываниями Шустера (1963), 2 подпорядка:

Подпорядок 1. **Herbertineae** Schust. emend. Schljak.

Subordo *Herbertineae* Schust., 1963, J. Hattori Bot. Lab., 26 : 232, pro subord. ordinis *Jungermanniales* («*Herbertinae*»), emend. Schljak.

Помимо семейств, относимых к этому подпорядку Шустером (1963 : 232, 233; 1966a : 382), мы относим к нему также сем. *Antheliaceae* Schust. (Schuster, 1963 : 236). Хотя Шустер относит его к своему подпорядку *Jungermanniineae*, именно к ряду (series) «d», включающему

сем. *Cephaloziaceae* и близкие к нему семейства, мы считаем, что гораздо больше признаков связывает его с *Herbertineae*. Это прежде всего резко выраженная изофилия: амфигастрии по облику лишь с трудом и далеко не всегда могут быть отличены от боковых листьев. Далее, ограниченное распространение ризоидов — они приурочены, как правило, к основаниям амфигастриев; правда, местами наблюдается почти равномерное распределение их по брюшной стороне стебля, но то же мы обнаруживаем и в роде *Blepharostoma*, отношение которого к *Herbertineae* не вызывает сомнения (ср. Schuster, 1966a : 742). В пользу принадлежности *Antheliaceae*, т. е. рода *Anthelia*, к *Herbertineae* свидетельствует также участие ткани стебля в формировании защитных органов вокруг развивающегося спорогона, т. е. образование плодового мешка — перигиния и стеблевого колпачка (shoot-calyptra), которые совершенно не характерны для низших, примитивных представителей ветви цефалозиоидных печеночников. Не отличается *Anthelia* от представителей *Herbertineae* и по строению ножки спорогона (ножка толстоватая, в 5 и более клеток толщиной, причем внутренние клетки не мельче наружных), а также по строению стенки коробочки (все стенки клеток наружного слоя с узловатыми утолщениями в отличие от *Cephaloziaceae* и представителей других цефалозиоидных семейств, у которых из-за двухфазного деления клеток чередуются продольные радиальные стенки, имеющие утолщения, с не утолщенными). С *Cephaloziaceae* *Anthelia* связывает, по существу, только отсутствие масляных телец в клетках, что вряд ли является веским доводом в пользу близкого родства этих семейств. Мы считаем, что *Anthelia* логичнее трактовать как род, родственный предковым формам *Cephaloziaceae*, но еще не выходящий за рамки *Herbertineae*.

Исходя из высказываний Шустера (1966a : 387, 699), к этому подпорядку, вероятно, следует отнести и сем. *Balantiopsidaceae* Nakai, близко родственное сем. *Isotachidaceae* Schust., относимому к *Herbertineae*. Правда, Шустер не высказывает определенного мнения в отношении положения *Balantiopsidaceae* и соответственно этому *Isotachidaceae*, которые он склонен отнести к *Balantiopsidaceae* в качестве подсемейства. Однако поскольку для семейства характерна приуроченность ризоидов к основаниям амфигастриев принадлежность к порядку *Ptilidiales* более вероятна, чем к *Jungermanniales*, к которому Шустер относил *Balantiopsidaceae* s. str.

Таким образом, к *Herbertineae* можно отнести следующие семейства: *Herbertaceae* K. Müll.; [*Vetaformaceae* Fulf. et Tay.;] *Blepharostomataceae* K. Müll. ex Schust., *Antheliaceae* Schust.; [*Chaetocoleaceae* Fulf.?; [1] *Isotachidaceae* Schust.?; *Balantiopsidaceae* Nakai?].

Подпорядок 2. **Ptilidiineae** Schust.

Subordo *Ptilidiineae* Schust., 1963, Journ. Hattori Bot. Lab. 26 : 227 («*Ptilidiinae*»), pro subord. ordinis *Jungermanniales*.

Объем этого порядка мы принимаем без изменений, согласно Шустеру (1966a : 382), т. е. с включением в него следующих семейств: *Ptilidiaceae* Limpr.; [*Lepicoleaceae* Schust.; *Chaetophyllopsidaceae* Schust.;] *Trichocoleaceae* Nakai; [*Lepidolaenaceae* Nakai].

Объединяя *Herbertineae* и *Ptilidineae* в один порядок, мы не вступаем в противоречие с Шустером (1963 : 227), который указывает, что подпорядок *Ptilidiineae* в его старом понимании (Schuster, 1953, 1958) является крайне гетерогенным и представляет собой скорее уровень развития, чем гомогенную группу. Как указывает Шустер позже (Schuster, 1966a : 701), между представителями обоих упомянутых выше подпорядков возможны филогенетические связи и во всяком случае существуют генетические возможности для образования сходных структур, что предполагает наличие сравнительно близких общих корней. Этого нельзя сказать о третьем подпорядке *Ptilidiineae* s. l. — *Lepidoziineae*, который заслуживает выделения в отдельный порядок.

---

[1] Как указывает Шустер (1966a : 693), выделение этого семейства условно из-за недостаточной изученности относящегося к нему рода *Chaetocolea* Spruce (известен только гаметофит его).

Ordo *Lepidoziales* Schljak. ordo nov.

Plantae bi- vel triseriatim foliosae. Amphigastria foliis vix vel saepius valde minora vel nulla. Cellulae epidermidis caulis saepe leptodermaticae, hyalinae, eis strate interioris majores. Folia incuba ad succuba, quadrifida ad integra. Gametangia plerumque in ramis ventralibus abbreviatis, rarius in caule principali sita. Perianthium pro more triangulare vel triplicatum, trigonanthum. Capsula cellularum epidermaticarum divisione iterata.

В порядке мы выделяем 2 подпорядка.

Подпорядок 1. **Lepidoziineae** Schust.

Subordo *Lepidoziineae* Schust., 1963, Journ. Hattori Bot. Lab., 26 : 228 («*Lepidoziinae*»), pro subord. ordin. *Jungermanniales*.

Этот подпорядок мы оставляем в объеме, принимаемом Шустером (1966а : 382), т. е. включаем в него сем. *Lepidoziaceae* Limpr. emend. H. Arnell и *Calypogeiaceae* (K. Müll.) H. Arnell.

Подпорядок 2. **Cephaloziineae** Schljak.

Subordo *Cephaloziineae* Schljak. subordo nov.

Plantae biseriatim (rarius triseriatim) foliosae. Folia succuba vel transversim affixa, profunde bifida ad integra. Amphigastria minutissima vel nulla, rarius magna sed tunc integra vel breviter biloba. Rhizoides regulariter per totum caulem dispositae.

К этому подпорядку мы относим семейства подпорядка *Jungermanniineae* Schust., выделяемые Шустером как ряд (series) «*c*» в работе 1958 г. (стр. 37) или более точно ряд «*d*» в работе 1966 г. (стр. 383), за исключением сем. *Antheliaceae*, отнесенного нами к предыдущему порядку.

Таким образом, в него входят:

Cephaloziaceae Cavers (incl. *Hygrobiellaceae* K. Müll. pro p.); *Odontoschismataceae* K. Müll.; *Cephaloziellaceae* Douin; *Marsupidiaceae* Schust.?; [1] *Phycolepidoziaceae* Schust. (Schuster, 1966b).

Относя *Cephaloziineae* к *Lepidoziales*, мы исходим из наличия близости между ними по ряду признаков, которую вряд ли можно считать случайной. Это 1) расположение гаметангиев, как правило, на брюшных, обычно укороченных, всегда трехрядно облиственных ветвях; 2) частое наличие флагелл, а также брюшных ветвей и столонов; 3) строение стебля, обычно с крупными, часто тонкостенными прозрачными эпидермальными и значительно более мелкими внутренними клетками; 4) большей частью трехгранный или трехскладчатый перианций гипогонантного типа, т. е. с одним ребром (складкой) на брюшной стороне; 5) как правило, двухфазное деление эпидермальных клеток стенки коробочки, с образованием в результате первой фазы стенок неутолщенных, в результате второй — продольных радиальных стенок с узловатыми утолщениями. Правда, как отмечает Шустер (1964в), сходство с представителями *Lepidoziaceae* значительно яснее выражено у продвинутых таксонов *Cephaloziaceae*, чем у более примитивных. К тому же оба семейства характеризуются наличием как примитивных, так и прогрессивных признаков. Это говорит об отсутствии между ними линейной связи, преемственности, но отнюдь не свидетельствует об отсутствии родственных связей вообще.[2] Мы считаем несомненным наличие близкого родства между предковыми формами обоих семейств и, соответственно этому, обоих подпорядков. Можно думать, что

---

[1] Шустер (1966б) предполагает возможность родства этого семейства с *Acrobolbaceae* (см. подпорядок *Lophocoleineae*).

[2] В другой работе Шустер (1965 : 28) в большей мере склоняется к признанию родства между обоими семействами, указывая, что «... двухфазное развитие клеток эпидермиса коробочки наводит на мысль о вероятности филогенетической связи между обеими группами».

большее сходство признаков между продвинутыми таксонами обоих подпорядков объясняется тем параллелизмом в изменчивости, который наблюдается у близких таксонов, в том числе и у близких семейств (Вавилов, 1967 : 25—38). Это вполне оправдывает объединение их в один порядок в гораздо большей степени, чем отнесение *Cephaloziaceae* и близких к нему семейств к другому порядку.

Порядок 9. **LOPHOZIALES** Schljak.

Ordo *Lophoziales* Schljak. stat. et nom. nov. — *Jungermanniales* subordo *Jungermanniineae* Schust., 1953, Amer. Midl. Natur. 49 : 302 («*Jungermanniinae*»), pro p.

Amphigastria nulla vel foliis lateralibus multo minora, forma dissimilia, raro magna, foliis forma similia sed tunc rhizoides non ad bases amphigastriorum limitati. Caulis strato corticali e cellulis angustis pachydermaticis efformato, extus interdum hyalodermide tecto vel strato corticali nullis. Folia succuba, transversim affixa, vel succubo-complicata. Perianthium in caule principali vel ramis lateralibus, vel multo rarius ventralibus situm, teres vel lateraliter vel dorsiventraliter complanatum, aut triangulare epigonanthum, numquam trigonanthum. Multiplicatio vegetativa gemmis 1—2—4- cellularibus, rarius ramis vel foliis propaguliferis vel perianthio delapso fit.

Поскольку порядок *Jungermanniales* понимался и до сих пор понимается в различном объеме — от соответствующего нашему надпорядку *Jungermannianae* до соответствующего подклассу *Jungermanniidae*, мы сочли целесообразным отказаться от этого названия, что допускает ст. 16 Международного кодекса ботанической номенклатуры (1964). Новое название — *Lophoziales* исключает возможность разного толкования объема порядка.

В порядке мы выделяем 2 подпорядка, соответствующие рядам семейств Шустера (1958 : 37, «*a*» и «*b*»; 1966б : 382, 383, «*a*» и «*c*»):

Подпорядок 1. **Lophoziineae** Schljak.

Subordo *Lophoziineae* Schljak. subordo nov.

Rhizoides dispersae, apice non incrassatae vel incrassatae, sed non ramosae. Segmentum ventrale in taxis primitivis sat latum, amphigastriis praeditum, sed saepius angustum, amphigastriis nullis. Folia quadrifida ad integra. Gametangia in caule principali vel in ramis lateralibus disposita. Capsula parietibus 3—5-, saepius bistratosis.

К этому подпорядку относятся семейства:

Lophoziaceae Cavers; *Jungermanniaceae* Dum. emend.; [*Gyrothyraceae* Schust.;] *Gymnomitriaceae* Limpr. (*Marsupellaceae* Buch); *Scapaniaceae* Cavers emend. Buch; [*Delevayellaceae Schust.*].

Подпорядок 2. **Lophocoleineae** Schljak.

Subordo *Lophocoleineae* Schljak. subordo nov.

Rhizoides dispersae vel prope basin amphigastriorum tantum evolutae, apice, nonnullae saltem, dilatatae, ramosae. Segmentum ventrale caulis sat latum; amphigastria mediocria vel sat magna, bifida vel integra, interdum minutissima, ad papillas mucilaginosas reducta. Folia biloba vel integra. Capsula parietibus 4—8-stratosis.

Этот подпорядок включает семейства:

Lophocoleaceae (Rodway) K. Müll. (incl. subf. *Leptoscyphoideae* Schust.); *Geocalycaceae* Limpr. emend. Schust. (=*Harpanthaceae* K. Müll.); [*Chonecoleaceae* Schust.;] *Plagiochilaceae* Buch; [*Acrobolbaceae* Hodgs.; *Marsupidiaceae* Schust.? [1]]; *Arnelliaceae* Nakai.

---

[1] См. подстрочное примечание к подпорядку *Cephaloziineae*.

[Порядок 10. **PERSSONIELLALES** (Schust.) Schljak.

Ordo *Perssoniellales* (Schust.) Schljak. stat. nov. — *Jungermanniales* subordo *Perssoniellineae* Schust., 1963, Journ. Hattori Bot. Lab., 26 : 229 («*Perssoniellinae*»), emend. Schust., 1964, Bull. Torrey Bot. Cl., 91, 6 : 481.

Включает 2 семейства: *Schistochilaceae* Buch (ср. Schuster, 1964б) и *Perssoniellaceae* Schust.

Насколько можно судить по характеристике *Perssoniellineae*, данной Шустером (1964б), этот подпорядок вполне заслуживает возведения в ранг порядка].

Порядок 11. **PORELLALES** (Schust.) Schljak.

Ordo *Porellales* (Schust.) Schljak. stat. nov. — *Jungermanniales* subordo *Porellineae* Schust., 1953, Amer. Midl. Natur. 49 : 302 («*Preellinae*»).

Ramificatio semper lateralis. Folia complicata biloba, parte posteriore («lobo») anteriore distincte minore, sub hanc inflexa et abscondita. Segmentum caulis saepe sat latum, amphigastriis foliis multo minoribus, eis non conformibus. Rhizoides in «lobo» tantum posteriore vel in caule ad basin amphigastriorum evolutae. Perianthium adest, marsupio nullo.

Обоснование для выделения этого порядка мы дали выше. Как указано, мы выделяем в нем 2 подпорядка:

Подпорядок 1. **Radulineae** Schust.

Subordo *Radulineae* Schust. Journ. Hattori Bot. Lab. 26 : 229, 1963 («*Radulinae*»)., pro subord. ordin. *Jungermanniales*.

Содержит одно семейство — *Radulaceae* Cavers.

Подпорядок 2. **Porellineae** Schust.

Subordo *Porellineae* Schust. Journ. Hattori Bot. Lab. 26 : 229, 1963 («*Porellinae*»), pro subord. ordin. *Jungermanniales*.

Включает 4 семейства:

Porellaceae Cavers; *Jubulaceae* Limpr.; *Lejeuneaceae* Cavers, emend. Verd.; [*Goebeliellaceae* Verd.].

[Порядок 12. **PLEUROZIALES** (Schust.) Schljak.

Ordo *Pleuroziales* (Schust.) Schljak. stat. nov. — *Jungermanniales* subordo *Pleuroziineae* Schust., 1963, Journ. Hattori Bot. Lab. 26 : 231 («*Pleuroziinae*»).

Содержит одно семейство — *Pleuroziaceae* (Schiffn.) Evans, единственное в надпорядке, характеризующееся ростом посредством двухсторонней верхушечной клетки].

Подкласс II. MARCHANTIIDAE

В соответствии с делением Шустера (1963, 1966а) на порядки в подклассе мы выделяем 3 надпорядка.

[Надпорядок IV. **MONOCLEANAE** (Schust.) Schljak.

Superordo *Monocleanae* (Schust.) Schljak. stat. nov. — Ordo *Monocleales* Schust., 1963, Journ. Hattori Bot. Lab., 26 : 296.

Содержит один порядок.

Порядок 13. **MONOCLEALES** Schust., 1963

Порядок включает одно монотипное семейство — *Monocleaceae* Trev. с весьма древним, примитивным родом *Monoclea* Hook., совмещающим характерные черты подкласса *Marchantiidae* (наличие ризоидов двух типов; однослойная стенка коробочки; разбросанные по слоевищу специальные клетки с масляными тельцами; дисковидная антеридиальная подставка; маршанциоидный тип образования спор из материнских клеток) и черты порядка *Haplomitriales* из подкласса *Jungermanniidae* (длинная ножка спорогона из многих продольных рядов клеток; развитие архегония по типу листостебельных мхов; длинная шейка архегония — ср. Schuster, 1963 : 296, 297). Это вполне оправдывает выделение его в особый надпорядок].

[Надпорядок V. **SPHAEROCARPANAE** (Cavers) Schljak.

Superordo *Sphaerocarpanae* (Cavers) Schljak. stat. onv. — Ordo *Sphaerocarpales* Cavers, 1910, New Phytol., 9 : 81.

Ввиду значительных различий между семействами *Sphaerocarpanae* — *Sphaerocarpaceae* и *Riellaceae* не только по характеру вегетативного тела (пластинчатое слоевище у *Sphaerocarpaceae*, стеблевидное с крыловидным выростом у *Riellaceae*), но и по расположению антеридиев (в кувшиновидных обертках на поверхности слоевища у *Sphaerocarpaceae*, вдоль края крыла у *Riellaceae*), по-видимому, правильно будет рассматривать выделяемые Шустером подпорядки как особые порядки:

Порядок 14. **SPHAEROCARPALES** Cavers, emend. Schljak.

Ordo *Sphaerocarpales* Cavers, 1910, New Phytol., 9 : 81, pro p. (quoad fam. *Sphaerocarpaceae*).

Включает одно семейство — ***Sphaerocarpaceae*** **Cavers.**

Порядок 15. **RIELLALES Schljak.**

Ordo *Riellales* Schljak. stat. nov. — *Sphaerocarpales* subordo *Riellineae* Schust., 1958, Bryologist, 61 : 38 (*«Riellinae»*), sine descr. lat. — Trib. *Riccieae* § 1. *Duriaeae* Gott., Lindenb. et Nees, 1846, Syn. Hep. : 593 (descr. lat.).

Содержит одно семейство — ***Riellaceae*** **Cavers].**

Надпорядок VI. **MARCHANTIANAE** (Limpr.) Schljak.

Superordo *Marchantianae* (Limpr.) Schljak. stat. nov. — Ordo *Marchantiales* Limpr., 1876, in Cohn, Krypt. — Fl. Schlesien, 1 : 336 (*«Marchantiaceae»*), emend. Verd., 1932, in Man. Bryol. : 430. — Subcl. *Marchantiales* Engl., 1893, in Engl. u. Plantl, Nat. Pflanzenf., 1, 3 : 1 (stat. et nom.) ex Schiffn., 1893, ibid. : 5 (descr. germ. sine stat. determ.); Zodda, 1934, in Fl. Ital. Crypt., 4, 1 : 43 (descr. lat.).

В надпорядке, по-видимому, нужно выделить 2 порядка — *Marchantiales* и *Ricciales*. В соответствии с существующей традицией (Buch, 1936; Müller, 1951—1958; Зеров, 1964), к *Ricciales* следовало бы отнести только 2 семейства — *Oxymitraceae* и *Ricciaceae* со спорогоном, лишенным ножки. Однако данные, приводимые К. И. Мейером (1916), заставляют предполагать большую близость между этими семействами, объединяемыми Шустером в подпорядок *Ricciineae* порядка *Marchantiales* и сем. *Corsiniaceae*, выделяемым в качестве подпорядка *Corsiniineae* того же порядка. Как *Ricciaceae*, так и *Corsiniaceae* рассматриваются Мейером (ср. также 1958 : 227) как редуцированные в ряду *Marchantiales*, причем они связаны рядом общих черт, касающихся, в частности, онтогенетического развития. Кроме развития зародыша спорофита по квадрантному типу, который считается более совершенным, доводом в пользу продвинутости и филогенетической близости обоих таксонов является формирование подвижной целлюлозной перегородки при делении материнских клеток спор, образовании тетрад. Последним признаком *Ricciaceae* и *Corsiniaceae* отличаются от подавляющего большинства остальных *Marchantiidae*, в том числе и от таких высоко стоящих представителей подкласса, как виды рода *Marchantia*. В пользу филогенетической близости обеих групп, может быть, свидетельствует и отмечаемое Мейером (1916 : 55, 56) отсутствие четкого разграничения между верхней и нижней частями зародыша спорофита в отношении образования частей спорогона, поскольку на образование коробочки частично может идти нижняя часть зародыша, и, наоборот, верхняя часть частично идет на образование ножки. Если это так, то дальнейшим шагом от такого нечеткого разграничения может быть использование для образования коробочки всего зародыша, что мы наблюдаем у *Ricciaceae* и *Oxymitraceae*.

Исходя из сказанного, мы относим к порядку *Ricciales* не только подпорядок *Ricciineae*, но и близкие между собой подпорядок *Corsiniineae* и монотипный австралийский подпорядок *Carrpineae*. Все эти подпорядки характеризуются слабым развитием или полным отсутствием архегониальных подставок, коробочкой с нежной, не окрашенной, при созревании раз-

лагающейся стенкой и отсутствием элатер, которые у некоторых таксонов заменены округлыми стерильными клетками без спиральных или кольчатых утолщений стенок.

Мы считаем возможным как происхождение *Marchantiales* и *Ricciales* от общей предковой группы (Мейер, 1916 : 162; Schuster, 1963 : 298), так и происхождение *Ricciales* от примитивных *Marchantiales* (Schuster, 1963 : 298). С точки зрения первой возможности взаимное расположение порядков существенного значения не имеет, но, поскольку не исключена и вторая возможность, логичнее *Ricciales* ставить после *Marchantiales*.

Порядок 16. MARCHANTIALES Limpr.

Ordo *Marchantiales* Limpr., 1876, in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien, 1 : 336, emend. Schljak. — Trib. *Marchantieae* Nees, 1836, in Lindl. Nat. Syst. Bot. ed. 2 : 414.

К порядку мы относим 2 подпорядка.

Подпорядок 1. Targioniineae

Subordo *Targioniineae* Schust., 1963, Journ. Hattori Bot. Lab., 26 : 222. — Fam. *Targioniaceae* Endl., 1836, Gen. Pl. : 44 (pro ord.).

Подпорядок содержит одно семейство — *Targioniaceae* Endl.

Подпорядок 2. Marchantiineae Buch, emend. Schust.

Subordo *Marchantiineae* Buch, 1936, Suom. maksasamm.: 36, sine descr. lat., pro p.: Schust., 1963, Journ. Hattori Bot. Lab., 26 : 221. — Fam. *Marchantiaceae* Endl., Gen. pl. : 44 (pro ord.).

К этому подпорядку относятся семейства *Rebouliaceae* Evans (*Grimaldiaceae* K. Müll.); *Lunulariaceae* K. Müll.; *Sauteriaceae* Evans (*Cleveaceae* K. Müll.); *Conocephalaceae* K. Müll.; *Marchantiaceae* Dum.; [*Monoseleniaceae* Inoue; *Exormothecaceae* K. Müll.]

Порядок 17. RICCIALES Schljak.

Ordo *Ricciales* Schljak. ordo nov. — Trib. *Riccieae* Nees, 1833, Naturg. eur. Leberm., 1 : 86.

Plantae cleistocarpae (capsula indehiscente). Sporogonium parietibus e cellulis membranis non incrassatis efformatis, maturitate sporarum destructis. Elateres desunt, cellulis sterilibus globosis vel ellipticis, membranis non spiraliter incrassatis substituti.

Как указано выше, в этот порядок мы объединяем 3 подпорядка.

[Подпорядок 1. Carrpineae Schust.

Subordo *Carpineae* Schust., 1963, Journ. Hattori Bot. Lab., 26 : 299 («*Carrpinae*»), pro subord. ord. *Marchantiales*. — *Monocarpineae* Carr, 1956, Austr. Journ. Bot., 4 : 187 (nom.). — *Monocarpus* Carr, 1956, l. cit. : 176 (descr. gener. lat.).

Подпорядок монотипный, содержит одно семейство — *Carrpaceae* Prosk., с одним родом и одним австралийским видом — *Carrpos sphaerocarpos* (Carr) Prosk. (*Monocarpus sphaerocarpus* Carr)].

[Подпорядок 2. Corsiniineae Schust.

Subordo *Corsiniineae* Schust., 1966, Hep. Anthoc. North Amer., 1 : 385, nom. («*Corsiniinae*»), pro subord. ord. *Marchantiales*.

Frons cameris aereis necnon stomatis praedita. Sporogonium seta brevi, calyptra crassa tectum, receptaculo nullo.

К подпорядку относится одно семейство — *Corsiniaceae* Schiffn.]

Подпорядок 3. Ricciineae Buch

Subordo *Ricciineae* Buch, 1936, Suom. maksasamm. : 39 (pro subord. ord. *Marchantiales*). — Subfam. *Ricciaceae* Spruce, 1885, Trans. Soc. Bot. Edinburgh, 15 : 570 (pro subord.).

Этот подпорядок включает 2 семейства:

Oximitraceae K. Müll. (*Tesselinaceae* Goeb.) и *Ricciaceae* Dum. pro p.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. (1967). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Избр. произв. в двух томах, 1. — Зеров Д. К. (1951). Філогенія мохоподібних і їх місце в системі рослинного світу. Бот. журн. АН УРСР, 8, 4. — Зеров Д. К. (1964). Флора печіночних і сфагнових мохів України. — Зеров Д. К. (1966). Вопросы филогении печеночников (*Hepaticopsida*). Бот. журн., 1. — Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый IV Международным ботаническим конгрессом, Монреаль, август 1959 г. (1964). (Дополнения и изменения по сравнению с Международным кодексом ботанической номенклатуры 1956 г.). Бот. журн., 4. — Мейер К. И. (1916). Исследования над спорофитом печеночников группы *Marchantiales*. Уч. зап. МГУ, Отд. ест.-ист., 39. — Мейер К. И. (1958). Морфогенез высших растений. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения, 1. — (Тахтаджян А.) Takhtajan A. (1964). The taxa of the higher plants above the rank of order. Taxon, 13, 5. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Berrie G. K. (1963). Cytology and phylogeny of liverworts. Evolution, 17, 3. — Buch H. (1936). Suomen maksasammalet. — Carr D. J. (1956). Contribution to Australian bryology. I. The structure, development and systematic affinities of *Monocarpus sphaerocarpus* gen. et sp. n. (*Marchantiales*). Austral. Journ. Bot., 4, 2. — Cavers F. (1910—1911). The interrelationships of the bryophytes. New Phytol., 9, 10. — Dědeček J. (1886). Die Lebermoose (Musci Hepatici) Böhmens. Arch. Naturw. Landesdurchforsch. Böhmen, 5, 4 (Bot. Abth.). — Engler A. (1893). Embryophyta zoidiogama (*Archegoniatae*). In: A. Engler u. K. Prantl, Naturl. Pflanzenf., 1, 3, 1 : 1—2. — Evans A. W. (1939). The classification of the *Hepaticae*. Bot. Rev., 5, 1—6. — Fleischer M. (1920). Natürliches System der Laubmoose. Hedwigia, 61. — Fulford M. (1965). Evolutionary trends and convergence in the *Hepaticae*. Bryologist, 68, 1. — Hodgson E. A. (1964). New Zealand *Hepaticae* (Liverworts). XV. A new monotypic family of the thalloid *Hepaticae Phyllothalliaceae* Hodgson fam. nov. Trans. Roy. Soc. New Zeal. Botany, 2, 19. — Müller K. (1951—1958). Die Lebermoose Europas (Musci hepatici), 3. Aufl. In: Rabenhorst's, Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich u. d. Schweiz, 6. — Proskauer J. (1965). On the liverwort *Phyllothallia*. Phytomorphology, 15, 4. — Reimers H. (1954). *Bryophyta*. In: H. Melchior und E. Werdermann. A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien, ed. 12, 1. — Schuster R. M. (1953). Boreal *Hepaticae*, a manual of the liverworts of Minnesota and adjacent region. Amer. Midl. Natur., 49, 2. — Schuster R. M. (1958). Key to the orders, families and genera of *Hepaticae* of America North of Mexico. Bryologist, 61, 1. — Schuster R. M. (1963). Studies on Antipodal *Hepaticae*. I. Annotated keys to the genera of Antipodal *Hepaticae* with special reference to New Zealand and Tasmania. Journ. Hattori Bot. Lab., 26. — Schuster R. M. (1964а). Studies on Antipodal *Hepaticae*. IV. *Metzgeriales*. Journ. Hattori Bot. Lab., 27. — Schuster R. M. (1964б). Studies on Antipodal *Hepaticae*. VI. The suborder *Perssoniellinae*: morphology, anatomy and possible evolution. Bull. Torrey Bot. Club, 91, 6. — Schuster R. M. (1964в). Studies on *Hepaticae*. XXI. *Cephaloziaceae*, with particular reference to *Metahygrobiella* Schust. and *Cephalozia* Dumort. Nova Hedwigia 8, 1—2. — Schuster R. M. (1965). Studies on *Hepaticae*. XXVI. The *Bonneria — Paracromastigum — Pseudocephalozia — Hyalolepidozia — Zoopsis — Pteropsiella* complex and its allies: a phylogenetic study (part 1). Nova Hedwigia, 10, 1/2. — Schuster R. M. (1966а). *The Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian, 1. — Schuster R. M. (1966б). Studies on *Hepaticae*. VII—X. On *Adelanhus* Mitten and *Calyptrocolea* Schust. gen. n. Rev. Bryol. Lichenol., 34, 3—4. — Schuster R. M. (1966в). Studies on *Hepaticae*. XXVIII. On *Phycolepidozia*, a new, highly reduced genus of *Jungermanniales* of questionable affinity. Bull. Torrey Bot. Club, 93. — Schuster R. M. (1967а). Studies on *Hepaticae*. XV. *Calobryales*. Nova Hedwigia, 13, 1—2. — Schuster R. M. (1967б). Studies on Antipodal *Hepaticae*. IX. *Phyllothalliaceae*. Trans. Brit. Bryol. Soc., 5, 2. — Smith G. M. (1938). Cryptogamic Botany, 2, Bryophytes and Pteridophytes. — Smith G. M. (1955). Cryptogamic Botany, ed. 2, 2. Bryophytes and Pteridophytes. — Verdoorn F. (1932). Classification of hepatics. In: Manual of Bryology.

Полярно-альпийский ботанический сад
Кольского филиала
Академии наук СССР,
г. Кировск.

(Получено 1 III 1970).

SUMMARY

The volume of orders in existing systems of *Hepaticae* s. str. does not correspond to that of other groups, mosses in particular (Fleischer, 1920). Therefore it is more correct to regard orders sensu Schuster (1963, 1964, 1966) as superorders (Takhtajan, 1966) and, in conformity with this to consider Schuster's suborders or groups of suborders as orders. Some changes in the composition of orders and suborders compared with Schuster's have been made. The publication includes the enumeration of superorders, orders and suborders of both subclasses of *Hepaticae* with indication of families composing them.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.81 : 581.111+581+113

М. М. Тюрина

КОМПЛЕКСНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОУДЕРЖИВАЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ

С 3 рисунками

M. M. TYURINA. COMPLEX CHARACTERISTICS OF THE WATER-HOLDIND CAPACITY OF PLANT TISSUES

Исследовался водный потенциал листьев яблони сорта Антоновка и двух высокогорных растений-ксерофитов; в зависимости от оводненности тканей потенциал определялся двумя модификациями метода Шардакова на высечках и целых листьях и двумя модификациями метода Арциховского и Арциховской.

Описана модификация метода Арциховских с использованием полиэтиленовых пакетов в качестве герметичных камер и калиброванной фильтровальной бумаги вместо растворов, удобная для массовых определений. В работе обсуждаются преимущества и недостатки тех или иных методов и способы устранения недостатков.

Приспособленность растений к засухе во многом определяется водоудерживающими свойствами их тканей и способностью переносить обезвоживание без значительных повреждений. В ряде работ было показано, что для определения способности тканей листьев удерживать воду при нарастании дефицита влаги может быть использован метод, основывающийся на измерении сосущей силы (или, по новой терминологии, измерении водного потенциала, выражаемого в тех же единицах, но с обратным знаком — ψ), возникающей вследствие потери определенных количеств воды при подсушивании на воздухе (Тюрина, 1957а, б; Wheatherley a. Slatyer, 1957; Kreeb, 1960; Slatyer, 1960; Noy-Meir a. Ginzburg, 1969).

Определение динамики снижения водного потенциала по мере обезвоживания растительных тканей хорошо сочетается с исследованием других свойств растений, связанных с их приспособленностью к засухе: содержанием воды, дефицитом насыщения, критическим уровнем обезвоживания и скоростью потери воды в атмосферу.

В последние годы серьезной критике подвергались методы определения водного потенциала, связанные с погружением растительных тканей в растворы сахарозы, в том числе и метод Шардакова, который широко использовался русскими и зарубежными исследователями и применялся в наших работах (Тюрина, 1957а, б, 1969).

Возражения сводятся в основном к тому, что обмен между тканью и раствором происходит не только за счет воды, но и растворенных веществ. Растворенные вещества, проникая в протопласты, снижают осмотический потенциал (Козловский, 1969; Слейчер, 1970; Kreeb, 1960), а при низкой оводненности клетки могут вызвать плазмолиз и ликвидировать натяжение между протопластом и клеточной стенкой (Тюрина, 1957а, б, 1969). Мы пытались обойти это затруднение, снизив до

минимума раневую поверхность и сократив время экспозиции (Тюрина, 1969). Но тогда, вероятно, возникает другой источник ошибки — отсутствие равновесия между внутренними и наружными тканями листа. По данным Ланга и Баррса, водный потенциал у хлопчатника выравнивается через 4 часа после помещения листа в герметичную камеру (Lang a. Barrs, 1965).

В настоящее время во многих работах по водному режиму растений и почв применяются термоэлектрические психрометры, при помощи которых определяется давление пара, находящегося в равновесии с испытуемым объектом (Lang a. Barrs, 1965; Hoffman a. Splinter, 1968, Barrs a. Kramer, 1969; Слейчер, 1970). В последние годы находит распространение и, вероятно, будет развиваться далее метод определения водного потенциала в камерах давления. Лист или целая ветвь помещается в камеру, а отрезанный конец высовывается наружу. При повышении в камере давления до величины, равной водному потенциалу, из конца побега появляется сок (Boyer, 1969).

Однако камеры давления и, особенно, термопарные психрометры довольно сложны, мало пригодны для массовых определений и не всегда дают точные результаты (Слейчер, 1970; Wheatherley, 1970). Наиболее широкое применение для эколого-физиологических исследований нашли различные модификации гравиметрического метода Арциховского и Арциховской (Arcichovskij u. Arcichovskaja, 1931), принцип которого заключается в том, что навески испытуемой ткани помещаются в закрытое пространство над растворами поваренной соли с определенным осмотическим давлением, и тот раствор, над которым вес ткани не меняется, считается равным водному потенциалу ткани (Kreeb, 1960, 1961, 1963; Slatyer, 1960; Kreeb u. Ünal, 1961; Слейчер, 1970). В этом случае обмен воды осуществляется за счет пара, и таким образом устраняются недостатки, присущие методам, в которых ткань приводится в соприкосновение с растворами. Однако обмен парообразной воды протекает медленно, для установления равновесия требуется 2—3 суток, а за это время в тканях происходят значительные изменения. В процессе дыхания расходуются органические вещества, падает сухой вес и выделяется вода. В результате величины водного потенциала оказываются завышенными. Так, для завядших листьев картофеля Креб и Ональ получили величины водного потенциала около 0. (Kreeb u. Ünal, 1961). Водообмен ускоряется при приближении листа к раствору, но тогда увеличивается опасность их соприкосновения. Остроумный способ избежать этой опасности предложили Ной Меир и Гинзбург, применив вместо раствора фильтровальную бумагу, водный потенциал которой, как и каждого гидрофильного материала, изменяется в зависимости от содержания воды, но и в этой модификации для достижения 95% равновесия требовалось от 24 до 36 часов в зависимости от вида растения (Noy-Meir a. Ginzburg, 1969).

Целью настоящей работы было сравнить результаты, получаемые с помощью контактирования листьев растений с растворами сахарозы и получаемые путем обмена парообразной воды, и найти наиболее простой и удобный способ определения водного потенциала в зависимости от содержания воды.

Для определения использовали листья яблони сорта Антоновка, произрастающей в саду Института садоводства нечерноземной полосы (Москва), и двух высокогорных растений-ксерофитов (Памир). Содержание воды в листьях меняли путем подсушивания срезанных листьев в разное время или насыщения их между слоями влажной фильтровальной бумаги. Испытывали 4 разных способа определений водного потенциала.

Обычный метод В. С. Шардакова мы применяли на высечках из листьев яблони диаметром 1.1 см (Шардаков, 1938), поскольку высечки имеют довольно большую раневую поверхность, что может исказить результаты определений (Barrs a. Kramer, 1969). Кроме общепринятого

метода Шардакова использовалась модификация, позволяющая работать с целыми листьями. Была изготовлена специальная камера-щипцы, состоящая из двух плексигласовых пластинок размером 9×12 см, скрепленных зажимом с пружиной (рис. 1). На нижнюю пластинку с внутренней стороны наклеен пласт поролона для того, чтобы лист плотно прижимался и не повреждался во время экспозиции. В средней части пласта поролона вырезано отверстие, в которое вставляется парафиновый блок такого же размера с тремя овальными углублениями емкостью около 0.5 мл для растворов сахарозы. Под блок помещается поролоновая прокладка. Поролоновый пласт закрыт сверху полиэтиленовой пленкой для предотвращения потери воды листом. Верхняя створка камеры имеет три отверстия, располагающиеся над лунками парафинового блока, которые закрываются задвижкой.

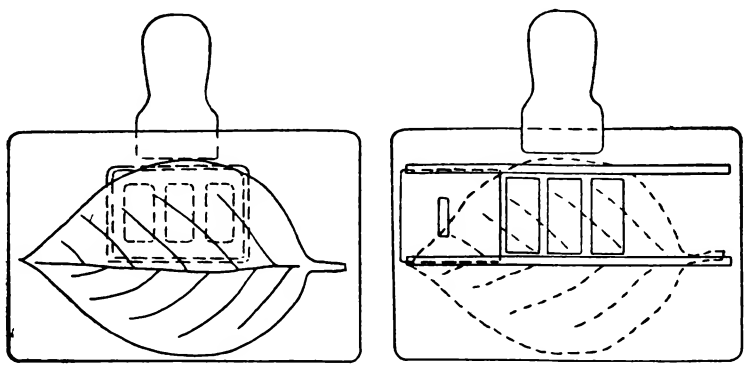


Рис. 1. Камера-щипцы для определения водного потенциала целых листьев.

А — нижняя створка; *Б* — верхняя створка. Объяснения в тексте.

В лунки в парафиновом блоке мы помещали небольшое количество сухой метиленовой синьки и закапывали пипетками по 0.3—04 мл растворов сахарозы в порядке возрастания концентрации в интервале ожидаемого водного потенциала и закрывали задвижкой. Затем приподнимали верхнюю створку камеры и закладывали в нее лист так, чтобы листовая поверхность закрыла все 3 лунки, а средняя жилка не попала на блок. Через 30—40 минут пипеткой с тонким концом протыкали лист, набирали раствор для определения изменений плотности и выпускали каплю в контрольную пробирку, как в обычном методе Шардакова.

Для определения водного потенциала листьев применяли также две модификации метода Арциховского и Арциховской (1931).

В первой модификации целые листья яблони помещались в чашку Петри на диск из пенопласта с отверстиями, покрытый парафином. На нижнюю и верхнюю крышки накладывали в несколько слоев фильтровальную бумагу, смоченную 10—15 мл раствора поваренной соли с осмотическим давлением от 5 до 50 атм. Чтобы лист не соприкасался с бумагой, на него сверху накладывалась покрытая парафином сетка около 2 мм толщиной. Края чашки заклеивались поливинилхлоридной изоляционной лентой. Поглощение или отдачу воды учитывали по изменению веса листа до и после экспозиции.

В другой модификации в качестве гидрофильного материала использовались куски плотной хроматографической бумаги, которая уравновешивалась над растворами поваренной соли с различным осмотическим давлением. Для установления постоянного веса требовалось не менее 6—7 дней. В качестве сосудов для уравновешивания бумаги использовались стеклянные полулитровые банки, выстланные изнутри фильтровальной бумагой, смоченной 20 мл раствора соли. Чтобы уравновеши-

ваемая бумага не соприкасалась с раствором, пространство, куда помещали куски бумаги, отгораживали решеткой из парафинированной бумаги.

В качестве герметичных камер для испытания водного потенциала листьев мы использовали сваренные по размеру листьев (10×12 см) пакеты из толстой (60—70 ммк) полиэтиленовой пленки, края которых заклеивали поливинилхлоридной изоляционной лентой. Полиэтилен почти непроницаем для воды. В наших опытах пакеты с влажной фильтровальной бумагой при выдерживании на воздухе в лаборатории теряли за сутки около 3 мг. Проницаемость полиэтилена для кислорода и углекислоты значительно больше, поэтому, несмотря на малый объем воздуха, в камере поддерживаются физиологические условия. Пакеты компактны, удобны в обращении, что важно при массовых определениях. Их использование позволяет избегать потери воды, неизбежной во время взвешивания листьев и бумаги.

Вес листьев и бумаги определялся путем серии последовательных взвешиваний, сначала пустого пакета, потом пакета с листом и пакета с листом и бумагой. После экспозиции взвешивания проводились в обратном порядке, и изменения веса во время опыта высчитывали по разнице. Нанося величины изменений веса бумаги и листа в зависимости от осмотического давления раствора, над которым уравновешивалась бумага, на графике мы находили точку, в которой вес не менялся.

Экспозиция листьев в пакетах проводилась в лаборатории в ящике из пенопласта для уменьшения колебаний температуры. Поскольку при изменении температуры упругость паров воды как над бумагой (или раствором), так и над листом изменится в одинаковой степени, влияние температуры при гравиметрических определениях не должно сильно сказываться на результат. По данным Поспишиловой, при температуре 20 и 25° были получены практически одинаковые результаты (Pospišilova, 1969). Значительно большие искажения можно ожидать в случае возникновения градиента температуры между листом и бумагой при резких колебаниях температуры.

Определения, проведенные методом Шардакова на высечках и целых листьях в насыщенном состоянии, дали близкие результаты (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Водный потенциал листьев яблони (ψ в атм.) в зависимости от оводненности (вода в процентах от ее содержания в насыщенном состоянии) при определении методом Шардакова, 1968 г.

Дата	Объект	Показатель						
16 IX	Оводненность	100	94	92	85	80	75	53
	ψ Высечки	—15	—15	—20	—25	—	— 25	—
	Целые листья	—10	—25	—25	—65	— 85	— 90	—110
18 IX	Оводненность	100	98	83	73	70	68	
	ψ Высечки	—15	—	—25	—25	—	— 35	—
	Целые листья	—15	—15	—50	—80	— 90	— 95	—
19 IX	Оводненность	100	92	86	83	73	65	—
	ψ Высечки	—15	—20	—20	—30	— 35	—	—
	Целые листья	— 5	—50	—75	—90	—120	—120	—
2 X	Оводненность	100	96	94	84	83	77	72
	ψ Высечки	—15	—20	—20	—25	—25	— 30	— 30
	Целые листья	—10	—25	—40	—85	— 95	—120	—130

Как правило, водный потенциал при использовании высечек был несколько ниже, чем целых листьев. Вероятно, клеточный сок из разрезанных клеток попадал в раствор и увеличивал его концентрацию.

При снижении оводненности определения, полученные на целых листьях, показывали значительно более низкие величины по сравнению с высечками. Заметное расхождение наблюдалось уже при влажности, которая была у листьев в саду. Если на высечках водный потенциал составлял около —20 атм., то на целых листьях он был —30, —40 атм. Разница еще более увеличивалась при дальнейшем нарастании дефицита влаги. В пределах обратимого обезвоживания, что для яблони составляет около 60%, равновесная концентрация для целых листьев была 100—140 атм., тогда как для высечек лишь 35 атм.

Определения водного потенциала целых листьев яблони по методу Арциховских при водообмене между листом и раствором в парообразной фазе были проведены в конце вегетационного периода 1969 г. Многие исследователи, использующие этот метод, задаются целью достичь состояния равновесия листьев с парами воды над растворами определенного осмотического давления. При достижении равновесия можно обойтись минимальным количеством определений для составления графика зависимости водного потенциала от оводненности ткани. Каждое измерение содержания воды в листе в закрытом пространстве с определенной упругостью пара дает готовую цифру для графика.

Работа усложняется, если равновесие между листом и паром над раствором не достигается. Тогда можно воспользоваться приемом, который применил Шардаков для своего метода, т. е. найти раствор, над которым содержание воды в листе не будет меняться, но это требует в 3—4 раза большего количества измерений.

Хотя Арциховские указывали, что при небольшом расстоянии листьев от поверхности раствора равновесие на 95% устанавливается за 30 минут, более поздние авторы для разных растений называют гораздо большие сроки — от 24 до 70 и более часов.

Для того чтобы проследить, с какой скоростью идет водообмен между раствором и листом в примененной нами модификации метода, листья взвешивались через разные промежутки времени на демпферных весах с точностью до 1 мг. На взвешивание уходило 30—50 секунд.

На рис. 2 показаны изменения веса листьев (в мг на 1 г сырого веса) при двух уровнях оводненности (опыт 22 IX). Часть листьев подсушивалась в течение 1.5 часов на воздухе в лаборатории, причем для выравнивания водного потенциала внутри тканей и между отдельными листьями они были помещены до следующего утра в герметично закрытую чашку Петри. Их оводненность составляла 80% от содержания воды в насыщенном состоянии. Другая часть листьев была уложена между слоями влажной фильтровальной бумаги, и они практически достигли полной влагоемкости.

Как видно из рис. 2, *Б* насыщавшиеся листья во всех чашках теряли вес. Наиболее быстрое уменьшение веса происходило за первые 7 часов. В последующие часы над раствором 5 атм. наблюдалась лишь слабая потеря веса, но над растворами с большим осмотическим давлением значительное уменьшение веса продолжалось на протяжении всего 72-часового опыта.

При 80% уровне оводненности (рис. 2, *А*) над растворами 30 атм. и 40 атм. листья уменьшали вес, а над 20 атм. и выше — увеличивали. Вес изменялся также на протяжении всего опыта, и за 72 часа равновесия между листом и парами воды над раствором не было достигнуто ни в одной из 5 чашек, несмотря на то что расстояние от раствора до листа как с нижней, так и с верхней поверхности чашки не превышало 2—3 мм.

Поскольку равновесие не было достигнуто, в этом опыте вместо 5 точек ψ при разной оводненности можно было найти лишь одну, в которой вес листа не менялся. Для предварительно насыщенных водой листьев она составляет менее 5 атм., а при 80% оводненности эта точка располагается между 20 и 30 атмосферами. Более точно равновесную концентрацию можно найти графически по точке пересечения оси абс-

цисс, если на оси абсцисс отложить осмотическое давление растворов, а на оси ординат прибыль и убыль веса (рис. 2, *Д*).

Однако полученные таким образом величины ψ меняются на протяжении опыта. Через 7 часов равновесия концентрация была равна 27 атм., через 24 часа — 25 атм., через 32 и 48 часов — 24 атм., а через 72 часа — 23 атм. Как указывает ряд исследователей, увеличение водного потенциала с течением времени объясняется потерей сухого веса в результате процесса дыхания (Kreeb и Önal, 1961; Слейчер, 1970; Wheatherley, 1970).

В нашем опыте сухой вес листьев в среднем за 5 дней уменьшился на 8%, т. е. около 1.5% за сутки, и примерно такие же величины наблюдались и в других опытах.

Изменения в тканях, связанные с дыханием, уменьшаются при сокращении сроков опыта, но при этом возникает другая опасность — недостаточное выравнивание ψ между отдельными тканями листа. При определении у листьев яблони водного потенциала над растворами в чашках Петри после подсушивания листьев на воздухе мы, как правило, наблюдали за первые 2—3 часа экспозиции поглощение воды даже над теми растворами, над которыми впоследствии листья начинали терять влагу. Возникало предположение, что первоначальная потеря веса объясняется более низким водным потенциалом на листовой поверхности, с которой прежде всего происходил водообмен, по сравнению с внутренними тканями листа, а впоследствии ψ выравнивался.

Для выяснения этого вопроса были поставлены специальные опыты, в которых сравнивались две партии листьев с приблизительно одинаковой общей оводненностью, но одна партия испытывалась сразу после подсушивания, а другая после подсушивания на короткий срок помещалась между слоями влажной фильтровальной бумаги. Для примера приведем опыт от 16 IX.

Листья подсушивались на воздухе в течение часа, и они потеряли около 9% воды. Другая партия листьев подсушивалась около 1.5 часов и потеряла 10% влаги. За 40 минут насыщения во влажной фильтровальной бумаге листья вернули 2% воды, и в итоге первая партия листьев имела 91% влаги, а вторая — 92%. Как видно из рис. 2, *В*, подсушивавшиеся листья за первый час опыта над всеми испытывавшимися растворами от 5 до 40 атм. поглощали воду. Над растворами 20 и 30 атм. увеличение веса продолжалось еще 1 час, а затем они начали уменьшать свой вес и через 5—6 часов, так же как и через 24 часа над растворами 5 и 10 атм. листья поглощали влагу, а над 20 атм. и более — отдавали ее.

Еще большие отклонения наблюдались у листьев после кратковременного насыщения (рис. 2, *Г*). В первые часы над всеми растворами они уменьшали вес. Потеря веса в чашках с 5 и 10 атм. продолжалась еще 3 часа, затем началось поглощение влаги, и через 24 часа равновесная концентрация, как и в первой партии листьев, располагалась между 10 и 20 атм.

Если листья перед опредлением водного потенциала помещались на 10—15 часов в закрытое пространство, как это было в опыте от 22 IX (рис. 2), таких отклонений в прибыли и убыли веса не было. Полученные данные говорят о том, что при испарении или поглощении воды прежде всего меняется водный потенциал наружных тканей листьев и для выравнивания ψ в листе требуется несколько часов.

Другая модификация метода Арциховских, в которой вместо растворов использовалась фильтровальная бумага, испытывалась в августе 1970 г. Как указывают Ной-Мейр и Гинзбург, применение твердого гидрофильного материала позволяет привести в непосредственное соприкосновение обменивающиеся водой поверхности и ускорить водообмен (Noy-Meir a. Ginzburg, 1969). Преимуществом является также то, что о водообмене можно судить не только по изменению веса листьев, но и бумаги, сухой вес которой не уменьшается как у листа вследствие дыхания,

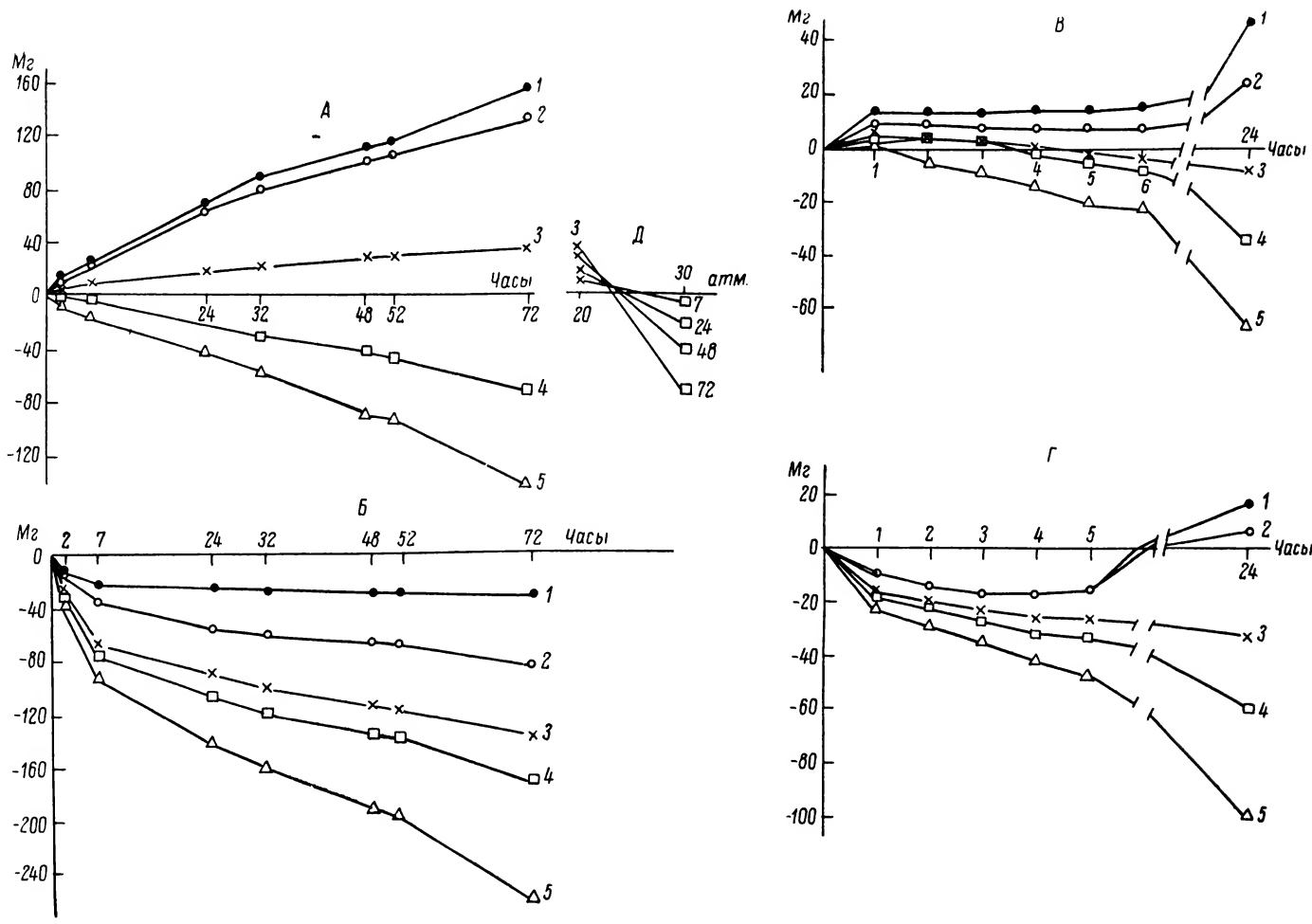


Рис. 2. Изменение веса листьев яблони (в мг на 1 г сырого веса) в зависимости от продолжительности выдерживания их над растворами, с различным осмотическим давлением.

1 — 5 атм., *2* — 10 атм., *3* — 20 атм., *4* — 30 атм., *5* — 40 атм. *А* — после подсушивания листьев выдержка в герметичной камере 20 часов; *Б* — листья выдержаны 24 часа между слоями влажной фильтровальной бумаги; *В* — испытание сразу после подсушивания; *Г* — испытание после кратковременного выдерживания между слоями влажной фильтровальной бумаги предварительно подсушенных листьев; *Д* — графический способ уточнения равновесной концентрации.

а остается постоянным на протяжении опыта. Однако бумага содержит мало воды, и изменения веса по сравнению с выдерживанием над растворами бывают меньше, что снижает чувствительность метода. Этот недостаток можно исправить, увеличив число листьев и количество бу-

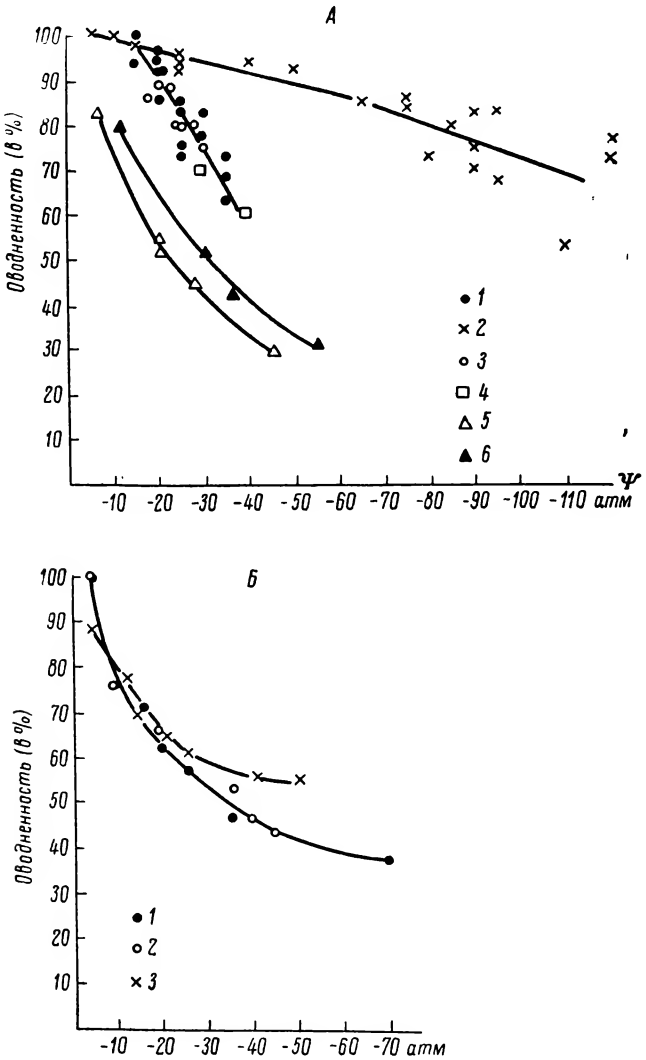


Рис. 3. Водный потенциал листьев растений в зависимости от оводненности при различных способах определения.

А — листья яблони: *1* — методом Шардакова на высечках (1968 г.); *2* — методом Шардакова на целых листьях (1968 г.); *3* — методом обмена пара над растворами (1969 г.); *4* — путем обмена паром с фильтровальной бумагой 19 и 20 августа 1970 г.; *5* — то же, 3 августа 1970 г.; *6* — то же, 13 августа 1970 г.; *Б* — листья ксерофитов Памира: *1* — *Eurotia ceratoides* С. А. М. (Чечекты); *2* — *Eurotia ceratoides* С. А. М. (Хорог); *3* — *Artemisia rhodantha* Rupr. (Чечекты).

маги, прослаивая листья бумагой. Биологический разброс данных при этом также уменьшается.

В опыте 13 VIII были проведены определения водного потенциала листьев яблони Антоновка на трех уровнях оводненности. В этом опыте четыре листа яблони с исходным весом около 5 г прослаивали четырьмя листами бумаги весом около 2 г. Экспозиция составляла 20 час.

Из табл. 2 видно, что наибольшие изменения веса наблюдаются при наибольшем уровне оводненности в соответствии с запасом влаги в листьях и бумаге. При сравнении изменений веса бумаги и листьев

видно, что, когда бумага теряла влагу, прибавка веса листьев была меньше убыли веса бумаги и при потере веса листьев бумага прибавляла в весе меньше. Общая потеря веса листьев и бумаги была больше убыли веса пакета в целом, с листьями и бумагой, за период экспозиции. Взвешивание пустого пакета перед экспозицией и после нее показало, что вес пакета немного увеличивался, что, по-видимому, объясняется абсорбцией воды стенками пакета. Общая убыль веса пакета в целом (с листьями и бумагой) при суммировании с прибылью веса пустого пакета почти точно (с ошибкой в 1 мг) совпадала с убылью веса листьев и бумаги (последняя графа табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Изменение веса листьев и бумаги (в мг) при экспозиции в полиэтиленовых пакетах

Оводненность	Атм.	Изменение веса					
		бумаги	листьев	бумаги и листьев	пакета в целом	пустого пакета	пакета в целом и пустого
94	2	—56	+37	—19	—17	+2	—19
	5	—29	+ 7	—22	—19	+3	—22
	10	— 4	—16	—20	—18	+2	—20
62	15	—21	+ 4	—17	—14	+2	—16
	20	—19	+ 3	—16	—14	+2	—16
	25	— 6	— 9	—15	—14	+2	—16
	30	+ 5	—24	—19	—17	+2	—19
49	35	—11	+ 8	— 9	— 9	+1	—10
	45	+ 7	—	—	—	—	—

Потеря веса во время экспозиции не уменьшалась и при создании влажной атмосферы в ящике, куда помещались пакеты. По-видимому, убыль веса в среднем около 0.4% на сырой вес листьев или 1.2% на сухой вес за 20 часов объясняется в основном потерей сухого вещества в процессе дыхания листьев.

При вычислении водного потенциала по изменению веса бумаги получаются более низкие величины, чем по изменению веса листьев. Так, при 94%-м уровне оводненности ψ по весу бумаги был равен 11 атм., а по весу листьев — лишь 7 атм. Разница составляла 4 атм. С уменьшением оводненности разница ψ еще больше возрастала. При оводненности 62%-й водный потенциал по изменению веса бумаги составлял 30 атм., а листьев — 21 атм., разница увеличилась до 7 атм. То же самое наблюдалось и в других опытах.

Таким образом, использование фильтровальной бумаги дает возможность не вводить поправку на изменение сухого веса листа за время опыта. Но влияние дыхания на водный потенциал не сводится лишь к потере сухого веса. В ряде работ показано, что вследствие выделения тепла при дыхании листовая поверхность оказывается более теплой, что способствует отдаче воды и завышает ψ (Barrs, 1964). Кроме того, следует иметь в виду, что при дыхании выделяется вода и запас внутриклеточной влаги увеличивается, что также должно вести к завышению ψ. Этим, по-видимому, объясняется увеличение разницы водного потенциала при определении по изменению веса бумаги и листа в описанном выше опыте. Общая потеря веса (табл. 2) не увеличивалась при снижении уровня оводненности и не было усиления потери сухого веса, но образующаяся эндогенная вода при пониженном общем запасе влаги дает относительно больший вклад в повышение оводненности и ψ.

Если бы завышение ψ объяснялось лишь потерей сухого веса, то при определении по изменению веса бумаги продолжительность экспозиции не должна была бы влиять на величину водного потенциала. Однако опыты показали, что с увеличением продолжительности выдерживания

пакетов ψ повышался и при вычислении по изменению веса бумаги. хотя и в меньшей степени, чем по изменению веса листьев. Так, в опыте 19 VIII при 50%-й оводненности экспозиция в течение 8 часов давала ψ по изменению веса бумаги 33 атм., а через 24 часа — 27 атм. По изменению веса листьев было соответственно — 30 и 22 атм. 29 VIII при оводненности 55% и экспозиции 6 часов определение по изменению веса бумаги дало ψ, равное — 23 атм., а через 24 часа — 19 атм. По изменению веса листьев было — 22 и 16 атм.

Полученные разными методами за три года данные, характеризующие зависимость водного потенциала от оводненности листьев яблони, для лучшей сравнимости представлены графически на рис. 3. При использовании двух модификаций метода Арциховских результаты несколько различались, что в основном, видимо, было связано с возрастом листьев. В опытах 3 и 13 VIII 1970 при снижении оводненности ψ падал в меньшей степени, чем 19 и 20 VIII и в опытах, проведенных в сентябре 1969 г.

Метод Шардакова при использовании высечек из листьев давал довольно близкие результаты. При определении модифицированным методом в камере-щипцах на целых листьях при высокой их оводненности после искусственного насыщения были получены также совпадающие результаты.

Однако при снижении оводненности данные резко расходились: метод Арциховских давал более высокие значения ψ, так же как и высечки. Вряд ли можно объяснить это расхождение проникновением раствора внутрь клеток. В этом случае большее занижение давали бы высечки, а не целые листья, так как раствор с большей легкостью проникает через места разреза. Кроме того, при столь малых экспозициях как 15—30 минут трудно ожидать значительного накопления сахарозы в клетках, особенно при равновесных концентрациях. Наиболее вероятное объяснение для наблюдающегося расхождения данных заключается в том, что в транспирирующих листьях существуют большие различия водного потенциала между внутренними и наружными тканями. Как показали приведенные в настоящей работе данные, для выравнивания ψ требуется несколько часов, и за короткие экспозиции при определении методом Шардакова ткани листа не успевают прийти в состояние равновесия.

В случае применения высечек идет интенсивный водообмен раствора через раневую поверхность с внутренними тканями, тогда как целые листья соприкасаются с растворами своими поверхностными тканями. По-видимому, низкими величинами ψ поверхностных тканей листьев в большей степени, чем возникновением отрицательного тургорного давления, объясняются также большие различия водного потенциала целых листьев по сравнению с разрезанными и инфильтрированными растворами сахарозы листьями у ксерофитов высокогорных пустынь, полученные в наших предыдущих работах (Тюрина, 1957а, б, 1969).

В сентябре 1970 г. мы провели определение ψ модифицированным методом Арциховских в полиэтиленовых пакетах с калиброванной фильтровальной бумагой у тех же видов ксерофитов на Памире (рис. 3). При экспозиции в течение 20 часов этим методом были получены гораздо более высокие значения ψ, приближающиеся к тем, которые показывали разрезанные листья при определении методом Шардакова.

Предположение о том, что низкие величины ψ при определении методом Шардакова на целых листьях объясняются градиентом водного потенциала между внутренними и наружными тканями, мы попытались проверить путем определения разными способами в листьях после выдерживания их в закрытом пространстве.

В опыте 1 X 1969 листья после подсушивания их в течение часа были помещены в заклеенные полиэтиленовые пакеты до следующего утра для выравнивания водного потенциала.

При уровне оводненности около 75% модифицированным методом Шардакова на целых листьях были получены величины ψ от — 50 до —55 атм. При той же оводненности сразу после подсушивания, как видно из табл. 1, водный потенциал достигал —90, —120 атм. На высечках в этом опыте величины были около —35 атм., а методом Арциховских в чашках Петри над растворами соли ψ колебался от —27 до —32 атм. при экспозиции 23 часа. Таким образом, два последние метода показали близкие результаты, и различия должны свестись к минимуму при введении поправки на дыхание.

При сравнении величин ψ, полученных модифицированным методом Шардакова на целых листьях, видно, что большая часть разницы исчезает после выравнивания водного потенциала, но все же и в равновесном состоянии получились несколько заниженные величины. Объясняется ли это потерей воды поверхностными тканями при взвешивании листа и переносе его в камеру, секрецией ли каких-то осмотически деятельных веществ на листовую поверхность, как это было показано в опытах с хлопчатником Клеппером и Баррсом (Klepper a. Barrs, 1968), или какими-либо другими факторами, пока неясно.

Результаты настоящей работы и данные других исследователей говорят о том, что разные методы определения водного потенциала имеют свои достоинства, недостатки и ограничения.

Методы, основывающиеся на обмене воды при соприкосновении растворов сахарозы с растительными тканями, имеют то преимущество, что для заметного водообмена достаточны очень короткие экспозиции. При работе по методу Шардакова с высечками листьев достаточно 5—20 минут, в зависимости от оводненности, и несколько больше при использовании цельных листьев. Ряд авторов указывает, что при контакте ткани с раствором может происходить обмен не только водой, но и растворенными веществами, что вносит ошибку в определения (Kreeb, 1960, 1961, 1963; Boyer, 1969; Слейчер, 1970, и др.). По-видимому, эта ошибка мала при коротких экспозициях у тканей, не имеющих отрицательного тургора, но может вызвать плазмолиз и повысить водный потенциал, если вода находится в состоянии натяжения.

Вместе с тем в естественных условиях отдельные части и ткани растения сильно различаются по величине ψ и отсутствие равновесия при коротких экспозициях может давать значительные отклонения по сравнению с теми, которые устанавливаются в состоянии равновесия. Поскольку наибольшая разница ψ наблюдается между внутренними и наружными тканями, разрезание листьев уменьшает разницу в определениях, но водный потенциал и на испаряющей поверхности мезофилла в транспирирующем растении может быть значительно ниже, чем внутри клеток (Shimshi, 1963).

Нужно также иметь в виду, что поранение вследствие примешивания осмотически деятельных веществ к раствору занижает ψ при высокой оводненности ткани и может действовать, влияя также и на метаболизм, и на дыхание. Изменение водного потенциала листа при повреждении было установлено при использовании термоэлектрического психрометра (Barrs a. Kramer, 1969).

Можно достичь уравновешивания водного потенциала между отдельными тканями, выдерживая листья в закрытом пространстве в течение нескольких часов. Необходимое для выравнивания ψ время будет, вероятно, зависеть от вида и состояния ткани, но при этом автоматически возникнут ошибки, характерные для методов, требующих длительной экспозиции для заметного водообмена.

Наряду с определением величин водного потенциала в равновесном состоянии значительный интерес представляет также исследование градиентов ψ в растении и в особенности в тканях листьев, возникающих при изменении внешних и внутренних факторов. Вероятно, для этой цели могут быть использованы растворы труднопроникающих веществ, саха-

розы или маннита, позволяющие проводить определение при коротких экспозициях. Прибором для определений водного потенциала листовой поверхности может служить камера такого типа, как показанная на рис. 1.

Как уже упоминалось ранее, методы, основанные на обмене воды в парообразной фазе, свободны от ошибок, связанных с проникновением веществ в клетки или из клеток. Но необходимость длительных экспозиций приводит к изменениям в тканях, в основном зависящих от процесса дыхания: потере сухого вещества, выделению тепла и воды. Попытки подавить дыхание ядами, как предлагают некоторые исследователи (Barrs, 1964), не кажутся нам удачными, так как, по-видимому, часть воды в живых клетках удерживается за счет структурных или функциональных особенностей протопластов, связанных с процессами метаболизма (Тюрина, 1957; Красавцев и Туманов, 1969; Самыгин и Лившин, 1969; Weiser, 1971 г.).

Погрешность, вызываемую потерей сухого вещества и новообразованием воды, можно уменьшить сокращением продолжительности опыта до минимума, достаточного для выравнивания ψ, а ошибка за счет потери сухого вещества совершенно ликвидируется применением фильтровальной бумаги вместо раствора. Данные корректируются также введением соответствующих поправок, найденных при помощи расчетов (Kreeb u. Önal, 1961) или опытным путем, серией определений с разной продолжительностью экспозиции.

Для выяснения природы устойчивости различных видов растений к засухе и морозу представляет интерес вычленить роль отдельных составляющих общего водного потенциала и определить их удельный вес в зависимости от оводненности. Разделение на осмотическое и тургорное давление применяется давно. В последние годы принято выделять осмотическую компоненту, связанную с действием растворенных веществ, матриксную компоненту, вызываемую действием сил адсорбции и поверхностного натяжения на твердых поверхностях, компоненту давления и весовую. Считается, что сумма этих компонент даст общий водный потенциал (Boyer, 1969; Слейчер, 1970). Однако, как справедливо указывает Везерли, трудно согласиться с таким способом выражения роли отдельных компонент в общем водном потенциале, так как в состоянии равновесия все компоненты равны между собой и имеют одинаковую величину с общим водным потенциалом (Wheatherley, 1970). Вероятно, правильнее понимать роль каждой компоненты как долю удерживаемой за счет нее воды при данной величине водного потенциала, или как величину, на которую возрастет общий водный потенциал при исключении действия данной компоненты. На графике зависимости водного потенциала от оводненности можно найти все эти величины. Но методы для разделения отдельных компонент еще менее совершенны, чем для определения общего водного потенциала (Boyer, 1969; Слейчер, 1970; Wheatherley, 1970). Так, например, в ряде работ величина отрицательного тургорного давления вычисляется по разнице между общим водным потенциалом и осмотическим потенциалом выжатого сока. Однако в эту разницу включается также компонента, связанная с живым состоянием клетки (Тюрина, 1957а, б). Кроме того, сок может разбавляться водой из клеточных оболочек (Gaff a. Carr, 1961). По-видимому, отрицательный тургор можно измерить по разнице между общим потенциалом и потенциалом после снятия отрицательного тургора путем инфильтрации межклетников растворами сахарозы или маннита, как это делалось нами ранее, но ткани листьев перед опытом должны быть выровнены по водному потенциалу.

Таким образом, полученные в настоящей работе данные и результаты других исследователей показывают, что в настоящее время нет идеального метода для определения водного потенциала, но все же, зная особенности того или другого способа, можно получить объективные, важные для понимания водного режима растений и полезные для практики результаты.

ЛИТЕРАТУРА

Козловский Т. (1969). Водный режим растений. — Самыгин Г. А. и Л. З. Лившин. (1969). Водоудерживающие силы клеток листьев и узлов кущения озимой пшеницы в связи с их устойчивостью к медленному замораживанию и высушиванию. Физиол. раст., 17, 4. — Слейчер Р. (1970). Водный режим растений. — Туманов И. И., О. А. Красавцев и Т. И. Трунова. (1969). Изучение процесса льдообразования в растениях путем измерения тепловых выделений. Физиол. раст., 16, 5. — Тюрина М. М. (1957а). Определение водоудерживающей способности растительных тканей. Физиол. раст., 4, 4. — Тюрина М. М. (1957б). Значение отрицательного тургорного давления в водоудерживающей способности листьев. Бот. ж., 42, 7. — Тюрина М. М. (1969). О применении растворов сахарозы при исследовании водного режима растений. В сб.: Водный режим сельскохозяйственных растений. — Шардаков В. С. (1938). Определение сосущей силы растительных тканей методом струек. ИАН СССР, сер. биол., 5—6. — Arcichovskij V. u. N. Arcichovskaja. (1931). Untersuchungen über die Saugkraft der Pflanzen. II. Die gravimetrische Methode der Saugkraftmessungen an den Blättern. Planta, 14, 3/4. — Barrs H. D. (1964). Heat of respiration as a possible cause of error in the estimation by psychrometric methods of water potential in plant tissue. Nature, 203, 4950. — Barrs H. D. a. P. J. Kramer. (1969). Water potential increase in sliced leaf tissue as a cause of error in vapor phase determinations of water potential. Plant Phys., 44, 7. — Boyer J. S. (1969). Measurement of the water status of plants. Annual Rev. Plant Physiol., 29. — Gaff D. F. a. D. J. Carr. (1961). The quantity of water in the cell wall and its significance. Austr. J. Biol. Sci., 14, 2. — Hoffman G. J. a. W. E. Splinter. (1968). Water potential measurements of an intact plant-soil system. Agron. J., 60, 4. — Klepper B. a. H. D. Barrs. (1968). Effects of salt secretion on psychrometric determinations of water potentials of cotton leaves. Plant Physiol., 43, 7. — Kreeb K. (1960). Über die gravimetrische Methode zur Bestimmung der Saugspannung und das Problem des negativen Turgors. Planta, 55, 3. — Kreeb K. (1961). Zur Frage des negativen Turgors bei Mediterranen Hartlaubpflanzen unter natürlichen Bedingungen. Planta, 56, 5. — Kreeb K. (1963). Untersuchungen zum Wasserhaushalt der Pflanzen unter extrem ariden Bedingungen. Planta, 59, 4. — Kreeb K. u. M. Önal. (1961). Über die gravimetrische Methode zur Bestimmung der Saugspannung und das Problem des negativen Turgors. II. Mitteilung-Die Berücksichtigung von Atmungsverlusten während der Messungen. Planta, 59, 4. — Lang A. R. G. a. H. D. Barrs. (1965). An apparatus for measuring water potentials in the xylem of intact plants. Austr. J. Biol. Sci., 18, 3. — Noy-Meir I. a. B. Z. Ginzburg. (1969). An analysis of the water potential isotherm in plant tissue. II. Austral. J. Biol. Sci., 22, 1. — Pospišilová J. (1969). Determinations of relationships between water potential and water saturation deficit in leaf tissue. Biol. plantarum, 11, 3. — Shimshi D. (1963). Effect of soil moisture and phenylmermuric acetate upon stomatal apperture, transpiration and photosynthesis. Plant Physiol., 38, 6. — Slatyer R. O. (1960). Aspects of the tissue water relationships in important arid zone species (*Acacia aneura* F. Muell.) in comparison with two mesophytes. Bull. Res. Council Israel, 8D, 3—4. — Wheatherley P. E. a. R. O. Slatyer. (1957). Relationship between relative turgidity and diffusion pressure deficit in leaves. Nature, 179, 4569. — Wheatherley P. E. (1970). Some aspects of water relations. Advances in Bot. Res., 3.

Научно-исследовательский
зональный институт садоводства
нечерноземной полосы,
Москва.

(Получено 10 VI 1971).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 576.16 : 582.998

С. Ю. Липшиц

СЕМЬ НОВЫХ ВИДОВ РОДА *SAUSSUREA* DC.

С 7 таблицами рисунков

S. LIPSCHITZ. DE SPECIEBUS SEPTEM NOVIS GENERIS *SAUSSUREA* DC.
S. YU. LIPSCHITZ. SEVEN NEW SPECIES OF THE GENUS *SAUSSUREA* DC.

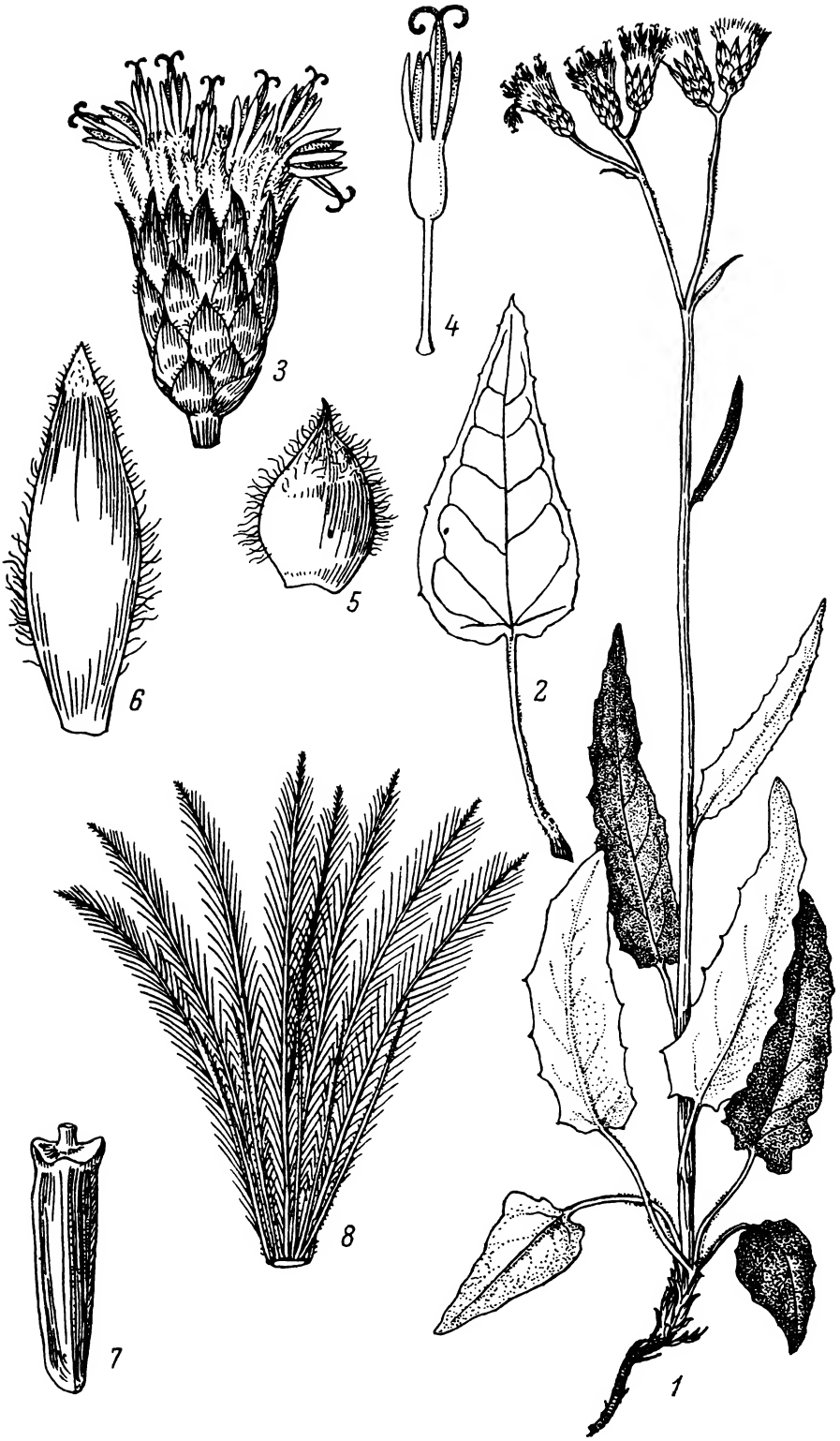
В статье приводятся описания следующих новых видов рода *Saussurea*: *S. graciliformis* Lipsch. (Китай); *S. petrovii* Lipsch. (Китай); *S. arctecapitulata* Lipsch. (Монголия); *S. pinnatidentata* Lipsch. (Китай); *S. hultenii* Lipsch. (Китай. Юннань); *S. semiamplexicaulis* Lipsch. (Китай, Юннань); *S. lavrenkoana* Lipsch. (Китай, Юннань). Все выделенные новые таксоны изображены на таблицах рисунков.

Из семи ниже описываемых новых видов крайне богатого представителями рода *Saussurea* DC. два вида обнаружены среди старых необработанных коллекций Н. М. Пржевальского и В. Л. Комарова, два других собраны М. П. Петровым. Остальные три вида выявлены при научной обработке обширной неопределенной коллекции соссюрей, главным образом собранных в Китае, которые были присланы Гербарием Arnold Arboretum (сокращенно AAH) из США. Последняя коллекция оказалась весьма насыщенной также редкими видами рода, некоторые из них ранее были известны лишь в типовых образцах.

1. **Saussurea graciliformis** Lipschitz, sp. nova. (Subgenus *Saussurea*, sect. *Saussurea*). Conf. Tab. I. — Caulis 10—25 (30) cm altus, tenuis, erectus vel in sicco interdum vix curvatus, simplex tantum in parte superiore subramosus, subfoliatus. Folia supra in sicco atroviridia asperella vel glabra subtus albo-tomentosa nervo medio prominente; folia basalia sub anthesi viva, lamina ca. 5—6 cm lg. et ca. 1.5 cm lt., lanceolata vel oblongo-lanceolata, basi inconspicue cordata vel truncata interdum cuneata, apice vix attenuata obtusiuscula, margine obscure sinuato-denticulata, petiolata, petiolo lamina vix breviore vel eam subaequante; folia caulina pauca sursum gradatim deminuta inferiora brevipetiolata, suprema parva sessilia. Calathidia pauca minuta anguste cylindracea, nunc ad apicem caulis coarctato-corymbosim disposita, nunc patula ramos terminantia. Involucri 0.7—0.8 cm lg. et 0.4—0.5 cm lt., sub lente inconspicue floccoso-arachnoidei, phylla 5-serialia, imbricata exteriora ovata apice mucronulata vel acuminata, interiora elongata apice obtusata. Achenia immatura apice truncata basin versus paululum contracta obsolete tetragona glabra. Pappus albus biserialis setis exterioribus abbreviatis numerosis scabris caducis interioribus longioribus persistentibus plumosis. Receptaculum paleaceum.

Typus: «China occidentalis, regio Tangut (prov. Kansu) in rupibus ad fl. Tetung, 1 (13) VIII 1880, n° 807, N. M. Przewalski» (LE!, isotypus LE!).

A *S. gracili* Maxim. cui habitu affinis est, foliis basalibus (lanceolatis vel lanceolato-elongatis, apice vix attenuatis obtusiusculis, nec conspicue triangulato-cordatis, apice longe attenuatis acutis) et calathidii charactere (calathidio anguste cylindraceo) bene differt.



Explicatio tabulae I

Saussurea graciliformis Lipsch.: *1* — habitus; *2* — folium basale×2; *3* — calathidium×4; *4* — flos×4; *5* — involucri phyllum exterius×10; *6* — involucri phyllum interius×10; *7* — achenium immaturum×10; *8* — pappus×10.

S. hypargyreae Lipsch. et Vved. similis est a qua calathidiis multo minoribus, involucro inconspicue pubescente, foliorum basis forma sat distinguitur.

2. **Saussurea petrovii** Lipschitz, sp. nova. (Sect. *Laguranthera* [C. A. Mey.] Lipsch., Ser. *Salicifoliae* Lipsch.). Conf. Tab. II. — Suffruticosa. Radix lignosa in sectione longitudinali fibrosa, multiceps. Caules numerosi 15—20 cm alti, tenues, erecti, sulcato-angulati, pubescentes, aequabiliter foliosi, simplices tantum apice ramosi, ramis calathidiis solitariis vel corymbis paucis (2—3) terminatis, vetusti in parte basali diu persistentes et hic residuis induratis foliorum annorum praeteritorum imbricatis vestiti. Folia linearia, angustissima 2—4 mm lt. margine in sicco interdum retroflexa regulariter denticulata, denticulis dissitis apice mucronulato-cartilagineis, supra viridia subtus niveo-vel griseo-tomentosa, nervo medio stramineo valde prominente. Calathidia late cylindracea ca. 1.5—1.7 cm alt. et ca. 0.5—0.8 cm in diam. Involucri phylla imbricata 4—5-serialia, pubescentia, exteriora et media ovata, interiora oblonga omnia apice breviter acuminata. Flores rosei. Antherarum caudae floccoso-lanatae. Achenia maculata, ca. 0.4 cm lg., apice truncata, basin versus paululum contracta obsolete 4-gona. Pappus niveo-albus, biserialis setis exterioribus brevioribus caducis scabridis, interioribus longioribus persistentibus plumosis. Receptaculum paleaceum.

Typus: «China. In declivitatibus siccis montis Utschanschan prope urbem Landshou, 1700 m, 25 VI 1957, M. Petrov» (LE!)

Species nova *Saussureae salicifoliae* (L.) DC. valde affinis sed ab ea foliis linearibus angustissimis margine regulariter denticulatis primo aspectu distinctissima.

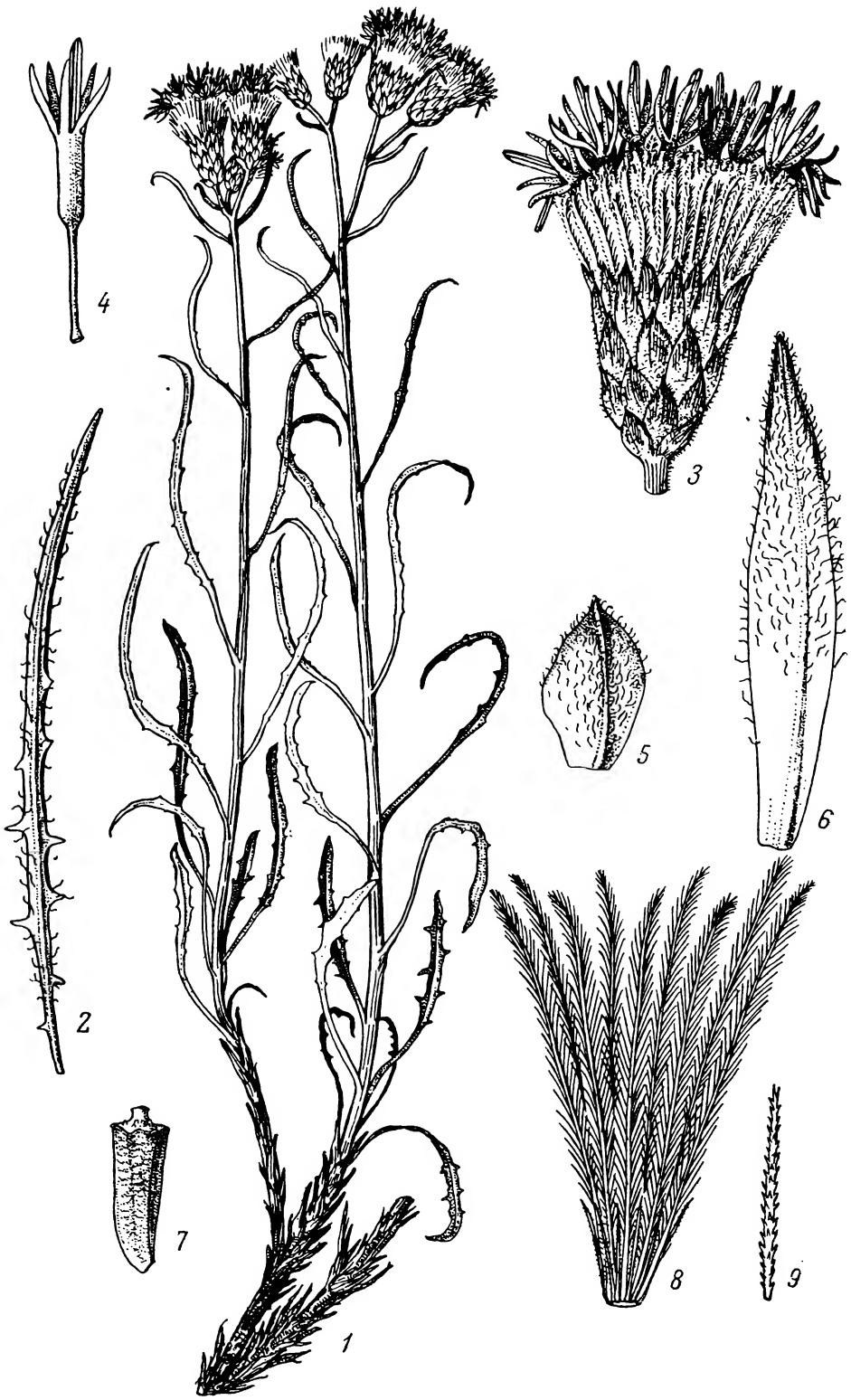
Nomen specificum ad honorem viri clarissimi M. Petrov florae Chinae exploratoris datum.

3. **Saussurea arctecapitulata** Lipschitz, sp. nova (Subgenus *Saussurea*, sect. *Saussurea*). Conf. Tab. III. — Perennis. Caules solitarii (an semper?), simplices, 5—15 cm alt., erecti, in sicco vix complanati, sulcati, dense foliosi, glabri basi residuis foliorum emortuorum anni praecedentis vestiti. Folia utrinque glabra viridia nervo medio stramineo prominente nervis lateralibus tantum subtus prominulis; radicalia sub anthesi vulgo emarcida; basalia et caulina inferiora lanciformia basi cuneata in petiolum attenuata, petiolo angustissime alato lamina breviore vel interdum raro ei subaequilongo, margine irregulariter sinuato-dentata, dentibus apice cartilagineo-mucronulatis, lamina magnitudine valde variabili, nunc majore (ca. 10 cm lg. et ca. 2 cm lt. petiolo excepto) nunc minore (ca. 3 cm lg. et ca. 0.8—1 cm lt.); folia caulina superiora gradatim deminuta brevipetiolata vel subsessilia, suprema vulgo inflorescentiam generalem fulcrantia. Calathidia minutissime pedunculata numerosa inflorescentiam generalem corymbosam congestam demum patulam ad apicem caulis formantia, anguste campanulata, mediocria (ca. 1 cm alt. et ca. 0.6 cm in diam.) involucro intense atricolorato. Involucri phylla post anthesin rigidiuscula, exteriora interioribus vulgo subaequilonga unde inconspicue imbricata, ovato-lanceolata apice acuminata omnia plus minusve ob pilos albos praecipue ad marginem et ad apicem pubescentia. Achenia immatura. Pappus albus biserialis, setis exterioribus brevibus caducis scabris, interioribus longioribus persistentibus plumosis. Receptaculum dense et longe paleaceum.

Typus: «Mongolia. Lacus Kosogol, 18 VII 1902. V. Komarov» (LE!: isotypus LE!).

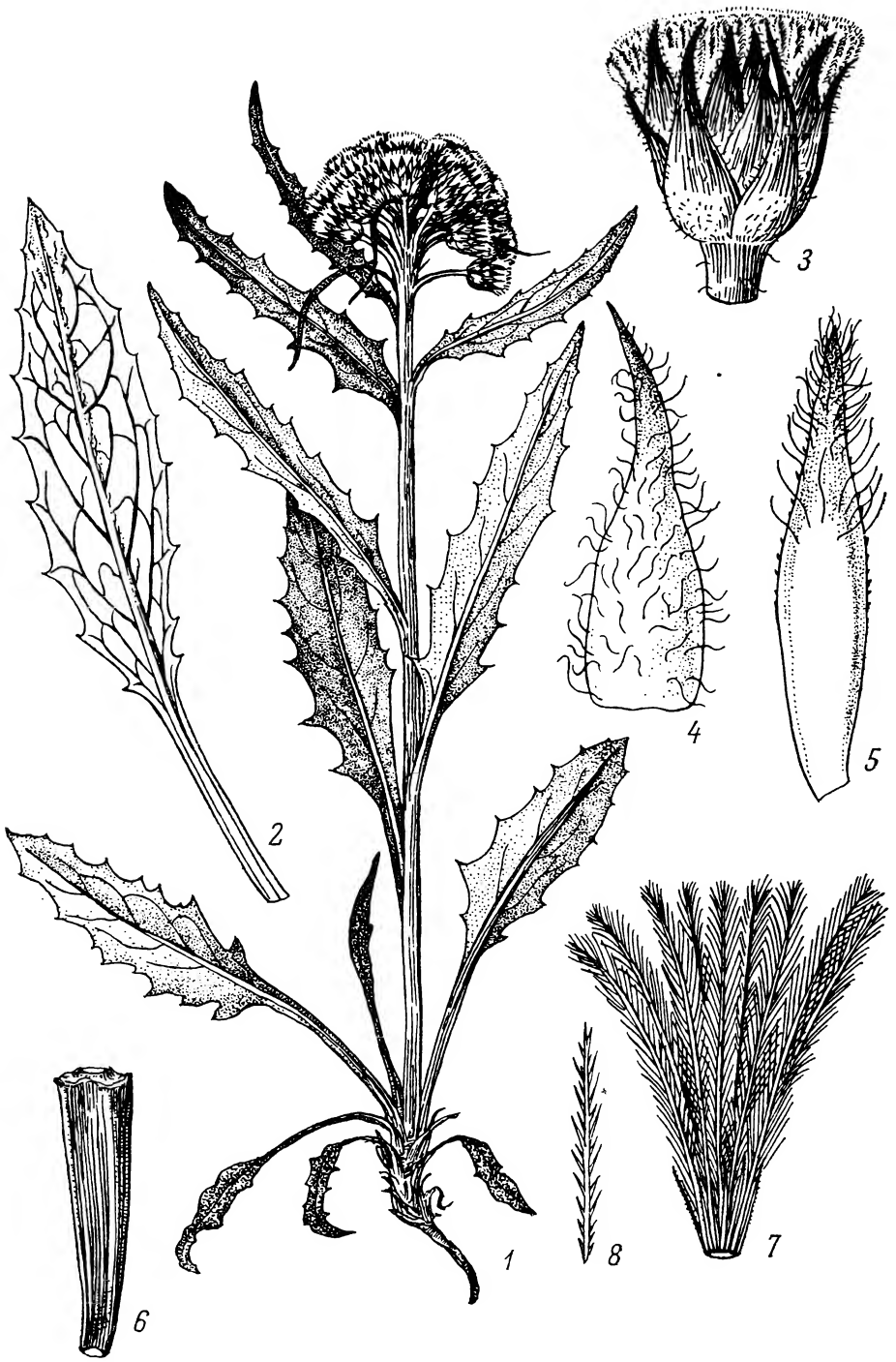
Valde affinis *S. subacauli* (Ledeb.) Serg., quam botanistae rossici ut *S. pricei* N. D. Simps. false determinaverunt, sed foliorum glabritie formaque nec non caule elato solitario ab ea sat differt.

4. **Saussurea pinnatidentata** Lipschitz, sp. nova. (Subgen. *Theodorea* [Cass.] Lipsch.). Conf. Tab. IV. — Biennis (?), radice fusiformi, collo vix fibrillifero. Caules 20—25 cm alti, vix curvati, inconspicue angulati, subalati, ala angustissima saepe ad dentes reducta, a basi ramosi, ramis superioribus vulgo numerosis. Folia lanceolata vel elongato-lanceolata, crassa, utrinque concoloria asperella; inferiora brevipetiolata, ca. 9 cm lg. (petiolo



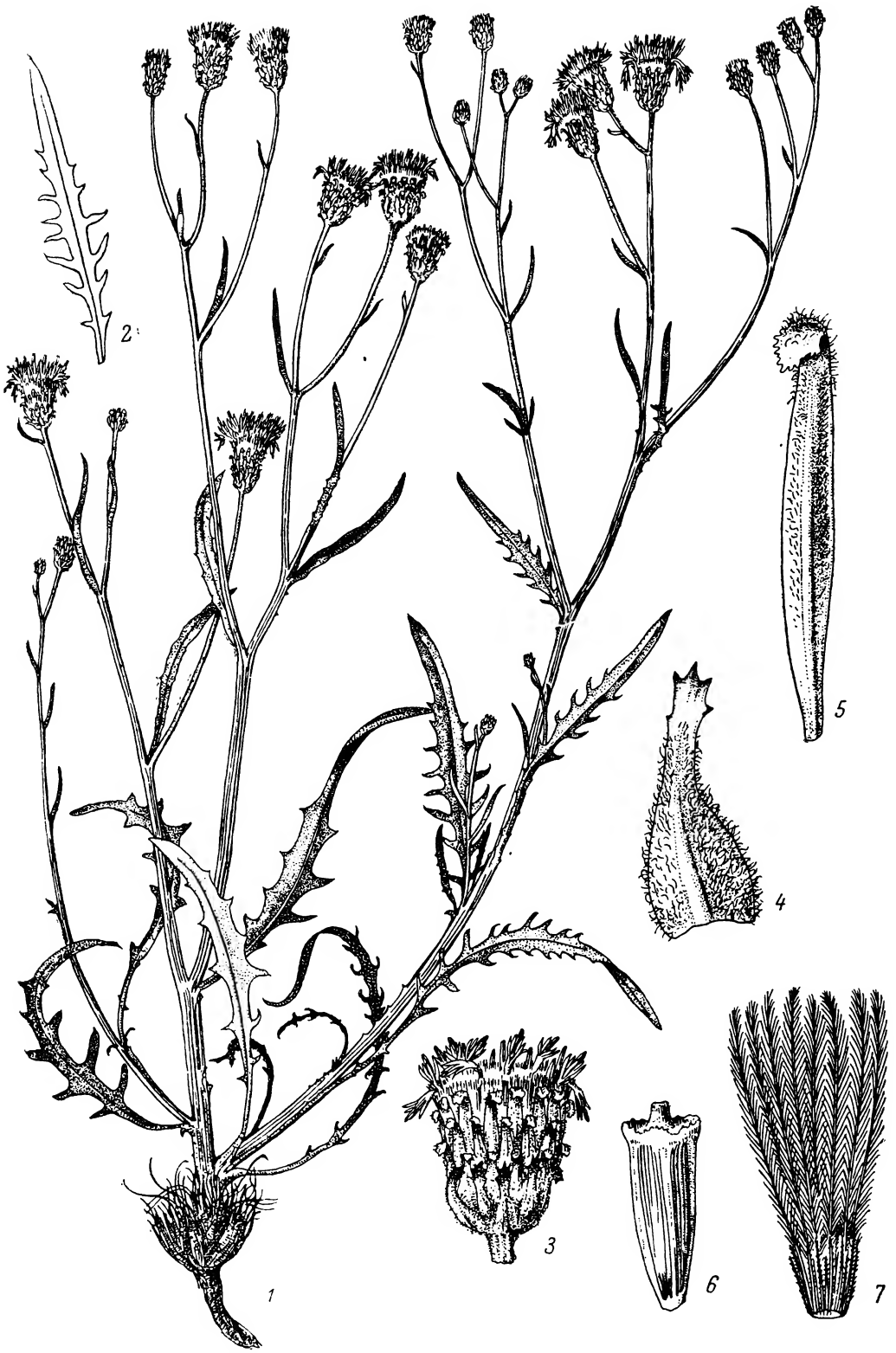
Explicatio tabulae II

Saussurea petrovii Lipsch.: *1* — habitus; *2* — folium inferius×3; *3* — calathidium×4; *4* — flos×4; *5* — involucri phyllum exterius×10; *6* — involucri phyllum interius×10; *7* — achenium immaturum ×10; *8* — pappus×10; *9* — pappi seta externa×20.



Explicatio tabulae III

Saussurea arctecapitulata Lipsch.: *1* — habitus; *2* — folium basale × 2; *3* — calathidium × 4; *4* — involucri phyllum exterius × 10; *5* — involucri phyllum interius × 10; *6* — achenium immaturum × 10; *7* — pappus × 10; *8* — pappi seta externa × 20.



Explicatio tabulae IV

Saussurea pinnatidentata Lipsch.: *1* — habitus; *2* — folium caulinum; *3* — calathidium×2; *4* — involucri phyllum exterius×10; *5* — involucri phyllum interius×10; *6* — achenium immaturum×20; *7* — pappus×10.

incluso), pinnatidentata, dentibus inaequalibus dissitis, brevibus, 3—6 mm lg., angustissimis 1—3 (4) mm lt., apice mucronulatis, mucronulo cartilagineo; caulina media breviora 3—6 cm lg., lobo terminali margine integro attenuato-acuminato, subsessilia, vix decurrentia; folia suprema decrescentia, 1—2.5 cm lg., vulgo integra vel basi denticulis 2—3 instructa. Calathidia numerosa ad apicem caulis et ramorum solitaria. Involucri anguste campanulato-globosi basi rotundati, 10—12 mm alt., 8—10 mm in diam., pubescentis demum vix denudati phylla coriacea nervo medio costato prominente imbricata; exteriora superne foliacea apice barbellato-denticulata, denticulis mucronulatis; media et interiora apice scarioso-appendiculata, appendiculis coloratis margine suberosis in sicco plus minusve reflexis et vulgo apice barbellatis. Achenia immatura. Pappus biserialis setis exterioribus inaequalibus brevioribus scabris deciduis, interioribus longioribus subaequalibus plumosis persistentibus. Receptaculum paleaceum.

Typus et isotypus: «China, prov. Zinchaï, desertum Zaidam, in viciniis urbis Sinin, 3 VIII 1959, M. P. Petrov» (LE!).

Paratypus: «China, Desertum Alaschan, Bain-Choto, in arenis Tengeri, 9 VIII 1958, M. P. Petrov» (LE!).

E descriptione et icone ut videtur affinis *S. chinnampensis* Léveillé et Vaniot (1909) (=*S. peipingensis* Chen [1934]). (Subgenus *Theodorea* [Cass.] Lipsch. sect. *Maritimae* [Nakai] Lipsch. comb. nova. — Subgen. *Maritimae* Nakai, 1915, Bot. Mag. Tokyo 29 : 194 et 209) sed foliis pinnatidentatis et charactere involucri phyllorum sat diversa. A *S. japonica* (Thunb.) DC. (Subgenus *Theodorea* [Cass]. Lipsch., sect. *Theodorea*, subsect. *Theodorea-vera* Kitam.) foliorum forma, inflorescentiae generalis et involucri charactere primo aspectu differt.

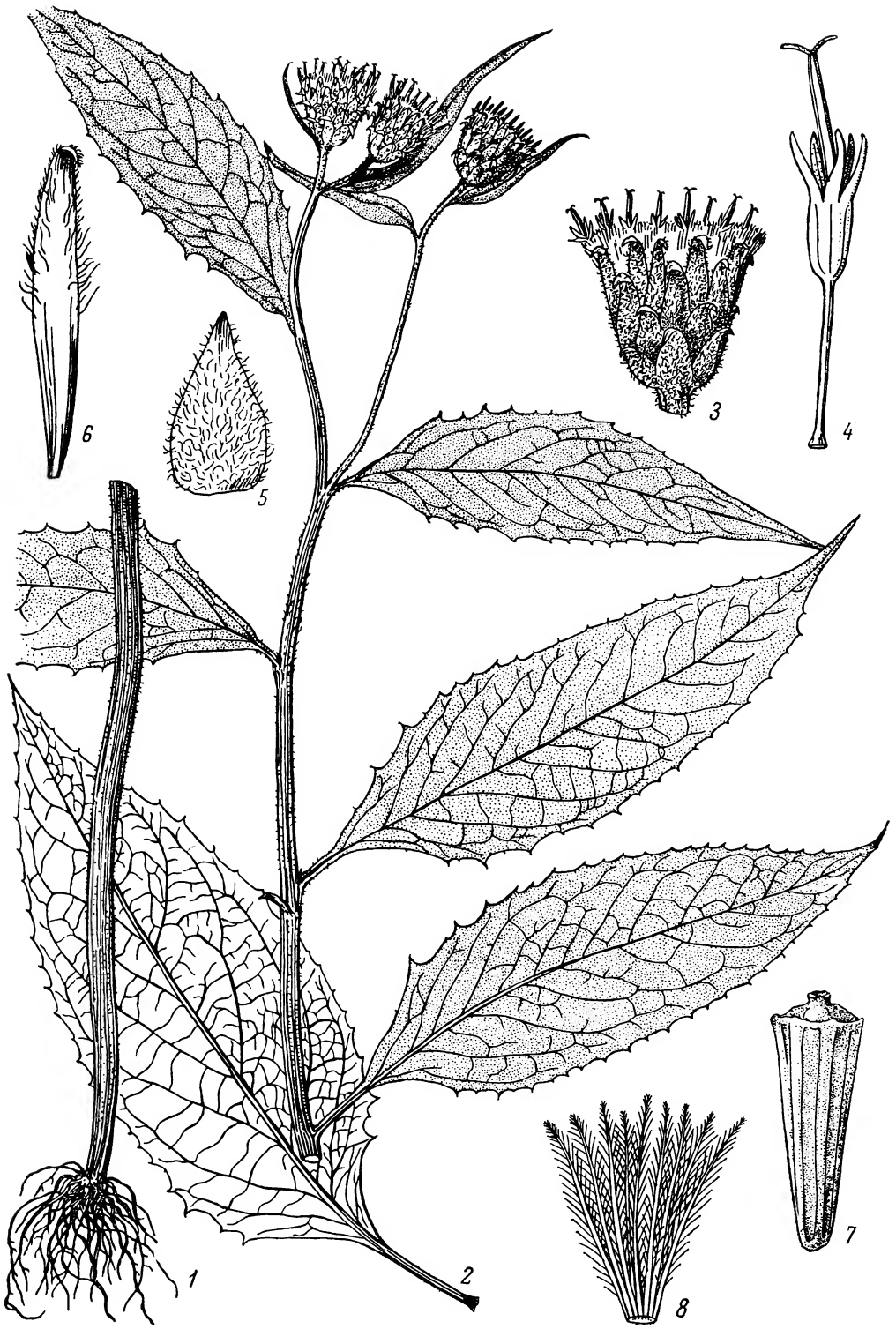
5. **Saussurea hultenii** Lipschitz, sp. nova. (Subgenus *Saussurea* sect. *Saussurea*). Conf. Tab. V. — Caulis 60 cm et ultra lg., erectus vel vix flexuosus, simplex, sulcatus, superne pubescens basin versus glabratus. Folia papyracea viridia subtus pallidiora nunc elliptico-lanceolata nunc late lanceolata apice attenuato-acuminata e basi cuneato-acutata, margine crebre denticulata, denticulis mucronatis, nervo medio subtus prominente, lateralibus numerosis prominulis, lamina ad nervos parce pilosa vel omnino glabra; folia basalia tempore florendi evanida, caulina media apicem caulis versus sensim decrescentia, inferiora elliptico-lanceolata 12—16 cm lg. et 5—6 cm lt., brevipetiolata, petiolo ca. 2—2.5 cm lg., folia superiora et suprema angustiora late lanceolata 2.5—4 cm lt. brevipetiolata petiolo ca. 1 cm lg. vel subsessilia. Calathidia pauca (ca. 3) in axillis foliorum summorum solitaria et terminalia, mediocria, ca. 1.5 (2) cm alt. et 1—1.5 cm in diam. Involucri phylla 4—5-serialia, infima triangulata vel ovata foliacea apice acuta et interdum in sicco reflexa vel patula extus pubescentia, intima scariosa angustiora saepe purpurascentia. Achenia immatura ca. 4 mm lg. angusta brunnea. Pappus sordide albus uniserialis, setis numerosis subaequilongis (ca. 1 cm lg.) persistentibus, plumosis. Receptaculum dense paleaceum, paleis inaequalibus (ca. 8 mm lg.) stramineis.

Typus: «China, Yunnan, Taron-Taru Divide, Lungnan, 2300 m, 28 VIII 1938, n° 20031, T. T. Yü» (AAH!, photo LE!).

Affinis *Saussureae euodontae* Diels sed foliorum forma (ovali-lanciformi vel late lanceolata non late ovata ut in *S. euodonta*) et calathidiis majoribus primo aspectu differt. Habitu vix similis *S. dolichopodae* Diels (incl. *S. wilsonianae* Hand.-Mazz.) est a qua calathidiis paucis (3), duplo majoribus, pubescentibus, involucri phyllorum forma et charactere, foliis basi cuneatis (nec rotundatis vel subcordatis ut in *S. dolichopoda*) etc. optime distinguitur.

Nomen specificum ad honorem professoris clarissimi Erici Hultenii specierum borealium generis *Saussureae* peritissimi datum.

6. **Saussurea semiamplexicaulis** Lipschitz, sp. nova. (Subgenus *Saussurea,* sect. *Saussurea*). Conf. Tab. VI. — Caulis 60—70 cm altus exalatus erectus in parte inferiore teres apicem versus angulatus et hic ramosus ramis obliquis crispate pilosis. Folia ovato-lanceolata margine crebre den-



Explicatio tabulae V

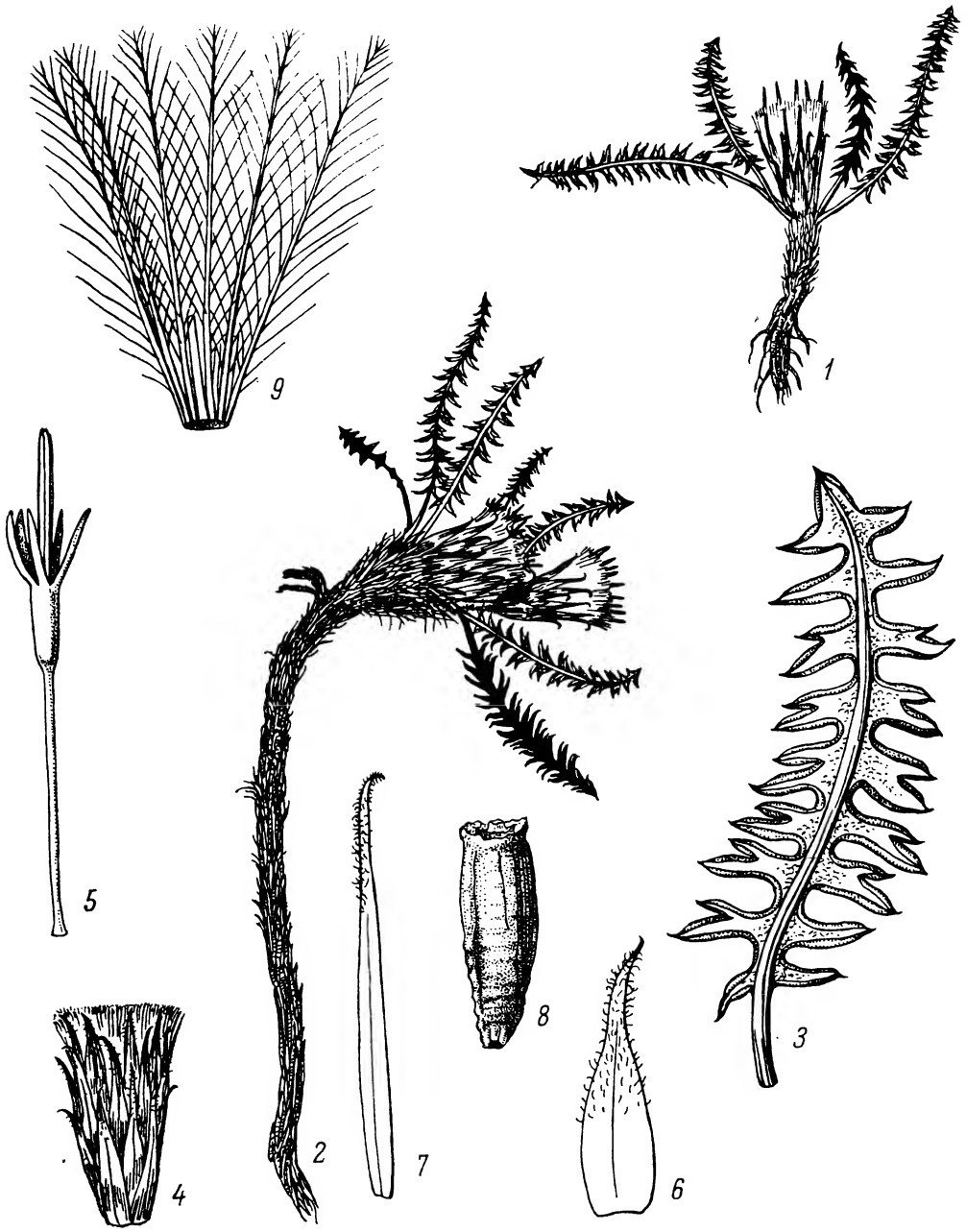
Saussurea hultenii Lipsch.: *1* — habitus; *2* — folium; *3* — calathidium×2; *4* — flos×5; *5* — involucri phyllum exterius×5; *6* — involucri phyllum interius×5; *7* — achenium immaturum×15; *8* — pappus×5.



Explicatio tabulae VI

Saussurea semiamplexicaulis Lipsch.: *1* — *2* habitus; *3* — calathidium×3; *4* — flos×5; *5—6* — involucri phylla externa×10; *7* — involucri phyllum internum×10; *8* — achenium×10; *9* — pappus×5.

ticulata, denticulis apice cartilagineis, supra lucide viridia glabra subtus laxe arachnoideo-pubescentia, hic nervo medio prominente nervis lateralibus numerosis prominulis, omnia non decurrentia; folia inferiora petiolata, lamina ca. 6—9 cm lg. et (2.5) 3—3.5 cm lt. apice acuminulata basi subcordata



Explicatio tabulae VII

Saussurea lavrenkoana Lipsch.: *1—2* — habitus; *3* — folium×3; *4* — calathidium×2; *5* — flos×5; *6* — involucri phyllum exterius×5; *7* — involucri phyllum interius×5; *8* — achenium×10; *9* — pappus×5.

vel truncata, petiolo 4—4.5 cm lg. in parte media constricto et infra alato-dilatato et hic conspicue semiamplexicauli; folia caulina apicem caulis versus sensim decrescentia, superiora sessilia semiamplexicaulia. Calathidia ad apicem ramulorum sessilia, 3—8 congesta inflorescentiam generalem i. e. paniculam amplam formantia. Involucri phylla 5—6-serialia extima ovata in-

tima lanceolata omnia coriacea apice nunc obtusata nunc acuminulata et hic praesertim pubescentia. Pappus sordide albus biserialis, setis exterioribus brevibus inaequalibus paucis scabris caducis, interioribus longioribus (ca. 1—1.1 cm lg.) numerosis plumosis persistentibus. Achenia matura ca. 5 mm lg. subfusiformia glabra maculata. Receptaculum paleaceum paleis inaequalibus.

Typus: «China, Yunnan, A-tun-tze, mountain slope, 2700 m, IX 1935, n° 70071, C. W. Wang» (AAH!, photo LE!). Paratypus: ibid. «IX 1935, n° 70342, C. W. Wang» (AAH! photo LE!).

Affinis *S. leclerei* Léveill. (=*S. mollis* Franch. 1894, non Spreng. 1826) est sed caule exalato et foliorum pubescentia aliena necnon petioli forma primo aspectu differt. A specie obscura *S. merinoi* Léveill. foliis semiamplexicaulibus et petioli forma necnon inflorescentiae generalis charactere recedit. Vix similis *S. ionodasyi* Hand.-Mazz. (=*S. pinetorum* Hand.-Mazz.) est, a qua foliis semiamplexicaulibus, petioli charactere etc. optime distinguitur.

7. **Saussurea lavrenkoana** Lipschitz, sp. nova. (Subgenus *Saussurea*, sect. *Cyathidium* [Lindl.] Ling=sect. *Taraxacifoliae* Lipsch.=sect. *Acaules* Hook. f. p. p.). Conf. Tab. VII. — Pusilla vel perpusilla acaulis vel subacaulis et tunc caule 1—1.5 (2) cm alto, rhizomate tenui elongato apice interdum ramoso in sectione longitudinali fibroso collo residuis foliorum emortuorum anni praecedentis fibrosis vestito. Folia ambitu lanceolata calathidium sessile vix excedentia pinnatisecta rachide conspicue evoluta, segmentis vulgo iterum sectis oppositis numerosissimis minusculis angustissimis margine revolutis supra glabris subtus conspicue albo-tomentosis apice cartilagineo-mucronulatis. Calathidium solitarium ca. 2 cm alt. et 0.5—0.7 cm in diam. Involucri phylla coriacea 4-serialia imbricata nunc straminea nunc fusca vix puberula demum glabra vel omnia glabrescentia apice acuminata, extima ovata vel ovato-lanceolata intima lineari-oblonga. Achenia immatura ca. 4 mm lg., apice coronulata glabra. Pappus sordidus uniserialis setis numerosis persistentibus plumosis. Receptaculum paleaceum, paleis inaequalibus.

Typus: «China, Yunnan, Muli, Wachin, Jin-chang, Alpine meadow, 4000 m, 27 X 1937, n° 14644, T. T. Yü» (AAH!, photo LE!).

Affinis *Saussureae polystichoidis* Hook. f. est sed receptaculo paleaceo et segmentorum foliorum forma bene differt. Proxima *S. leontodontoidis* (DC.) Sch. Bip. a qua foliorum segmentis minusculis supra glabris et rachide bene evoluta primo aspectu distinguitur.

Nomen specificum ad honorem viri clarissimi et amicissimi E. M. Lavrenko, Academiae Scientiarum U. R. S. S. sodalis datum.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 XI 1971).

СООБЩЕНИЯ

УДК 577.74 : 58 : 581.526.45 ([471.23+471.22])

Е. Д. Мирошниченко, Т. В. Павлова и В. М. Понятовская

РАЗЛОЖЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ НА СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГАХ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ (КАРЕЛЬСКИЙ ПЕРЕШЕЕК). I

С 1 рисунком

E. D. MIROSHNICHENKO, T. V. PAVLOVA AND V. M. PONYATOVSKAYA.
DECOMPOSITION OF VEGETATIVE MASS IN DRY MEADOWS OF LENINGRAD DISTRICT (KARELIAN ISTHMUS). I.

Изучение особенностей разложения надземной и подземной растительной массы лугового сообщества в целом и отдельных доминирующих видов проведено на Карельском перешейке. Исследования показали, что в среднем распад растительной массы проходит за 3—3.5 года, однако каждый из изучавшихся видов обладает особой спецификой разложения. Указывая на недостатки примененной методики (наблюдения за растительной массой, свободно лежащей в травостое на почве), авторы считают целесообразным в дальнейшей работе использовать мешочки из капроновой сетки. Это даст возможность количественного учета изменений в весе и в химическом составе разлагающегося материала.

Работа, являющаяся частью комплексного изучения продуктивности луговых сообществ, выполнялась на участках научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном (Ленинградская область, Приозерский район). Описания растительности, видового состава микроорганизмов и грибов, почвы, особенностей микроклимата даны в специальных статьях (Игнатенко, Друзина и др., 1970; Кильдюшевский, 1970, 1971; Павлова, 1970, 1971; Скалон, 1970; Макаревич, 1970а, б, 1971; Джалилова, 1971; Макаревич и Понятовская, 1971; Мирошниченко и др., 1972). Здесь ограничимся указанием, что исследования проводились в умеренном климате северо-запада Европейской части лесной зоны СССР (подзона южной тайги) в полидоминантных разнотравно-мелкозлаковых луговых сообществах на дерново-контактно-подзолистой среднекислой тяжелосуглинистой почве.

Количественная характеристика биологического (или малого) круговорота в луговых биогеоценозах может быть дана на основании определения скорости разложения растительной массы. Обычно при изучении первичной продуктивности основное внимание исследователей направлено на анализ закономерностей накопления органической массы автотрофами. Выяснением разложения растительных остатков занимаются меньше. Из имеющихся по данному вопросу публикаций следует отметить работы С. П. Кравкова (1908), С. А. Ваксмана (1937), Дж. Уивера (Weaver, 1947), М. М. Кононовой (1951, 1963), Л. Н. Александровой (Александрова и Люжин, 1966), А. Бургеса (Burges, 1967), А. А. Коротков (Коротков и Новицкий, 1969). Обычно наблюдения проводились в искусственных условиях, большей частью в лаборатории. При пере-

несении исследований в полевую обстановку (Weaver a. Zink, 1946; Добрынин, 1963) подопытный материал заключался в стеклянные, деревянные или металлические сосуды или воронки, что изолировало его от зоореагентов и изменяло физиологически действующие режимы окружающей среды, в первую очередь температурный и воздушно-водный. Лишь в отдельных случаях растительная масса в мешочках из капроновой сетки (Wiegert a. Evans, 1964; Łomnicki, Bandola a. Jankovska, 1968; Reintam и др., 1970) или стеклоткани (Скалон, 1970) помещалась непосредственно в травостой или почву.

Поскольку целью работы было выявление особенностей разложения растительной массы различных видов, а также овладение методами учета скорости этого процесса, при проведении опыта нами руководило желание приблизить окружающие условия к природным. Для этого осенью 1967 г. (8 X) в конце периода активной вегетации высших растений в травостой длительно невыкашиваемого (с 1955 г.) луга на очищенную от растительности поверхность почвы в трехкратной повторности на круглых площадках по 0.1 м^2 были заложены образцы надземной и подземной растительной массы.

Полагая, что мешочки из капронового материала, хотя и в гораздо меньшей степени, чем металл или стекло, но все же нарушают естественный контакт растительной массы со средой (как абиотической, так и биотической), мы решили от них отказаться и наблюдать за разложением растений, свободно лежащих на поверхности почвы; в некоторых вариантах опыта, однако, были использованы также и капроновые мешочки.

Для устранения воздействия корневых систем окружающих растений (в основном злаков — *Alopecurus pratensis* L. и *Dactylis glomerata* L.) почва на учетных площадках предварительно перекапывалась на глубину 7—10 см; после тщательного перемешивания и удаления встречающихся в ней подземных органов почва снова утрамбовывалась. Объектом исследования служила общая надземная и подземная масса травостоя разнотравно-мелкозлакового сообщества с преобладанием *Anthoxanthum odoratum* L., *Agrostis tenuis* Sabth., *Alopecurus pratensis* L., *Lathyrus pratensis* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Centaurea jacea* L., *Alchimilla monticola* Opiz., *Achillea millefolium* L., а также некоторых других менее обильных в сообществе видов злаков, бобовых и разнотравья. Травостой был скошен в конце сентября на уровне мохового покрова. Закладываемый материал состоял из листьев и генеративных стеблей злаков (65% по абсолютно сухому весу), разнотравья (5%), бобовых (10%). Подземные органы были взяты на этом же участке. Вес каждого образца был 400 г.

Особенности разложения отдельных видов и их частей могли быть выявлены только при повидовом компостировании компонентов сообщества. Поэтому на соседних площадках раздельно помещались образцы надземной и подземной массы доминирующих видов. Вес каждого образца был также 400 г. Растения выкапывались из разреженных одновидовых посадок на такой же почве на питомнике, что обеспечивало одновозрастность и флористическую чистоту исходного материала как надземного, так и подземного. Чтобы уловить различия в поведении разных жизненных форм, из злаков рассматривались верховой *Alopecurus pratensis* L. с жесткими стеблями-соломинами и более нежный низовой *Anthoxanthum odoratum* L.; из разнотравья также верховой грубостебельный *Centaurea jacea* и низовая мезоморфная *Alchimilla monticola*; кроме того, была взята смесь трех видов корневищных бобовых — *Lathyrus pratensis, Vicia sepium* L. и *V. cracca* L., преобладающих в травостое изучаемого луга.

Отмытая от почвы живая подземная часть всего травостоя и отдельных видов (корни и корневища примерно в соотношении 1 : 1) закладывалась на такие же по размеру площадки в том же травостое, но в поверхностный слой почвы под подрезанную дернину на глубину 5—7 см (зона максимальной насыщенности подземными органами). Каждый образец был поделен на две равные части, помещенные в одной ямке рядом: непосредственно в почве и в мешочке из капронового трикотажа.

Надземные части растений к моменту скашивания (8 X 1967) были уже сухими, естественно отмершими; цвет яркий, соломенно-желтый (злаки), темный блестящий (разнотравье). Соотношение между стеблями и листьями во всех про-

бах было примерно одинаковым (1 : 1). Во избежание смешивания с новым опадом последующих лет каждый образец, лежащий на поверхности почвы, покрывался капроновой сеткой, прикрепляемой по краям к почве проволочками.

Учет проводился 2 раза в год: ранней весной, сразу же после стаивания снега (апрель), и поздней осенью, перед началом более или менее устойчивых зимних морозов и появлением постоянного снегового покрова (конец октября—середина ноября). Материал разбирался сырым. Растительные остатки в пробах раскладывались по фракциям: а) части растений, внешне сохранившие особенности своей структуры, и б) остатки в той или иной степени распада. Для первых учитывались постепенные изменения в процессе разложения физических свойств стеблей и листьев, а именно оценивалась степень ломкости, твердости, упругости, изменение цвета (появление грязно-серой или бурой окраски); для вторых указывалась степень разложения: размягчение, деформация и потеря структуры, ослизнение и расщепление на отдельные волокна.

Были приняты следующие обозначения: 0 — материал сохранился без видимых признаков разложения; 1 — слабое разложение (внешне хорошо сохранившие структуру размягченные части и целые органы растений, цвет грязно-серый или бурый, тусклый); 2 — среднее (в основной аморфной массе листьев или распавшихся на волокна соломин или черешков различается довольно много оформленных частей растений, цвет темный); 3 — сильное (материал представляет сплошную аморфную массу с редкими, слабо оформленными или распавшимися на отдельные волокна частями растений, легко рассыпающимися при попытке отделить их от почвы, цвет темный); 4 — очень сильное разложение (грубо гумифицированная масса с редкими отдельными слизистыми комочками остатков листьев или тонкими волокнами стеблей, цвет очень темный); 5 — материал полностью разложился и перемешался с почвой (гумифицированная масса, в которой нельзя различить остатки растений).

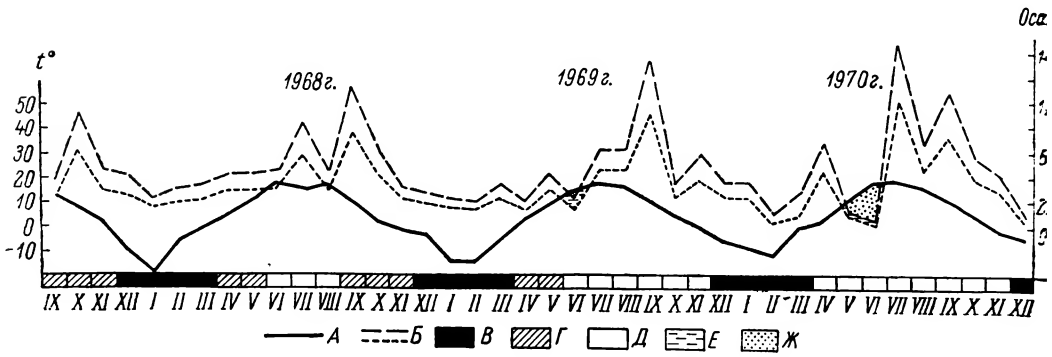
Первоначально была сделана попытка проследить за потерей в весе и изменением химического состава образца; впоследствии от каких-либо точных количественных определений пришлось отказаться. Естественное перемешивание растительного материала с частицами почвы, происходящее во время компостирования, сильно искажало вес образца. Кроме того, в растительную массу, свободно пролежавшую на поверхности почвы год или дольше (не говоря об образцах, находящихся под дерниной) проникали очень тонкие живые корешки окружающих учетную площадку растений. В нашем опыте это были в основном рыжеватые, растущие вверх сосущие корешки *Alopecurus pratensis*. Ошибка за счет загрязнения минеральными и органическими примесями возрастала по мере увеличения степени разложения подопытного материала.

Заложенный осенью 1967 г. растительный материал в течение первых двух месяцев (октябрь—ноябрь) находился в условиях, благоприятствующих интенсивному разложению (см. рисунок). После сухого и довольно теплого сентября 1967 г. со среднемесячной температурой, превышающей таковую в последующие годы, вторая половина осени сохранялась теплой, но влажной (октябрь, первые две декады ноября). Снижение температуры (по абсолютным показателям) наступило с третьей декады ноября. Довольно резкое, очень устойчивое, оно сопровождалось уменьшением количества осадков, выпадавших в неблагоприятную (более холодную) пору, и поэтому сказалось отрицательно на интенсивности разложения растительной массы. По-видимому, начиная с этого времени, распад идет очень медленно. Некоторое потепление в первой половине февраля 1968 г. с разовыми повышениями максимальной суточной температуры на поверхности почвы до +1.0° привело к незначительному оживлению этого процесса. В последующие годы (1969, 1970) в феврале еще сохранялась устойчивая морозная погода. Некоторое возрастание интенсивности разложения отмечалось обычно с конца марта—начала или середины апреля, чему особенно способствовали резкие перепады внутрисуточных (минимальных и максимальных) температур. Высокая температура воздуха в летние месяцы (июнь, июль) при сравнительно небольшом количестве осадков и наступающая в результате засуха, проявившаяся особенно четко в июне 1969 г., привели к ослаблению деятельности микроорганизмов, грибов, а следовательно к некоторому замедлению процессов разложения растительной массы. Ранние месяцы весны (конец марта, апрель) с повышенной влажностью, большими перепадами температуры не только в течение суток, но и одного дня (в первую очередь на поверхности почвы или мохового покрова) являются весьма благоприятным временем для разложения растительных остатков. Наиболее интенсивно эти процессы протекают во вторую

половину осени, особенно если она отличается частыми осадками и отсутствием низких температур. Обилие в этот период отмирающей растительной массы создает условия для преимущественного развития сапрофитов.

Трехлетние наблюдения за разложением растительной массы подтвердили предположение о различном протекании этого процесса в биологически разнородном материале.

В образце надземной массы всего травостоя в первый год опыта после зимнего компостирования процентное содержание злаков (по весу) возросло с 65 до 86%, в то время как содержание видов разнотравья сильно снизилось (с 25 до 13%). Такое изменение количественных соотношений между указанными группами свидетельствует о значительно более высоком темпе разложения растительной массы двудольных.



Климадиаграмма за 1967—1970 гг. для научно-опытной станции «Отрадное» (по Вальтеру и Госсену).

А — кривая хода температуры; *Б* — кривые хода осадков; *В* — месяцы со средней минимальной температурой ниже 0°; *Г* — месяцы с абсолютным минимумом температуры ниже 0°; *Д* — безморозный период; *Е* — сухой период; *Ж* — абсолютная засуха.

Растения разных жизненных форм и разные части одного и того же растения также разлагаются по-разному (табл. 1). Так, при повидовом компостировании надземная масса злаков с октября 1967 г. по апрель 1968 г. уменьшилась в весе приблизительно одинаково: *Anthoxanthum odoratum* на 33%, *Alopecurus pratensis* на 30%. Однако, как показали дальнейшие наблюдения, темпы разложения растительной массы этих видов, характеризующихся одним ритмом фенологического развития, но принадлежащих к разным жизненным формам, заметно отличаются: стебли и особенно листья сравнительно мезофитного низового злака *Anthoxanthum odoratum* разлагаются быстрее, чем у более ксероморфного, богатого клетчаткой верхового *Alopecurus pratensis*. К 24 IV 1969 г. листья душистого колоска сильно разрушились, соломины в основном распались на волокна; у лисохвоста лугового к этому времени в общей массе разлагающегося материала все еще встречались редкие размягченные листья (или их части) и было много хорошо сохранившихся соломин. За два года (к 15 X 1969) надземная масса *Anthoxanthum odoratum* почти полностью разложилась, тогда как у *Alopecurus pratensis* оставалось довольно много оформленных обломков стеблей, окончательно распавшихся на волокна лишь к весне 1970 г.

Особенности разложения растительной массы некоторых видов разнотравья, также относящихся к разным феноритмотипам, но (по сравнению со злаками) более четко различавшихся по степени мезоморфности, проявились уже начиная с первого года опыта. Так, к весне 1968 г., т. е. через пять первых осенних и зимних месяцев, убыль в весе мезоморфной *Alchimilla monticola* составила примерно 74%, полное разложение листьев произошло к весне 1969 г., стеблей — к весне 1970 г. У значительно более ксероморфного *Centaurea jacea* за первую зиму потеря в весе составила лишь 38%, что можно объяснить медленным раз-

ложением стеблей этого растения: даже через три года компостирования некоторая часть стеблей еще сохраняла форму. Листья василька лугового разложились в основном уже к весне 1968 г.; сохраняли форму в образцах только крупные проводящие жилки. На основании изложенного можно предположить, что сезонный ритм нарастания и отмирания массы растений (иными словами принадлежность растения к тому или иному феноритмотипу) вряд ли имеет большое значение для интенсивности разложения.

Различна скорость разложения растительной массы и у отдельных видов бобовых. Известно, что надземная масса клевера и люцерны разлагается быстро (Кононова, 1951, 1963). Наши наблюдения показали, что разрушение надземной массы *Lathyrus pratensis*, *Vicia sepium* и *V. cracca* было несколько замедленным. В первый год после зимнего компостирования убыль их веса по сравнению с остальными растениями была наименьшей и составляла лишь 15%. Полное разложение листьев рассматриваемых бобовых произошло через два года компостирования (X 1967—X 1969), причем до весны 1969 г. их листья сохранялись лучше, чем листья злаков. Почерневшие остатки стеблей чины и горошков обнаруживались на учетной площадке даже до весны 1971 г.

Рассматривая под микроскопом образцы растительной массы, затронутые разложением, мы обнаружили, что внешне не потерявшие еще форму, они заполнены переплетением нитчатых и однокле-

ТАБЛИЦА 1

Разложение растительной массы некоторых видов растений, преобладающих в разнотравно-мелкозлаковом сообществе (повидовое компостирование; 0, 1 . . . 5 — степени разложения; начало опыта 8 X 1967)

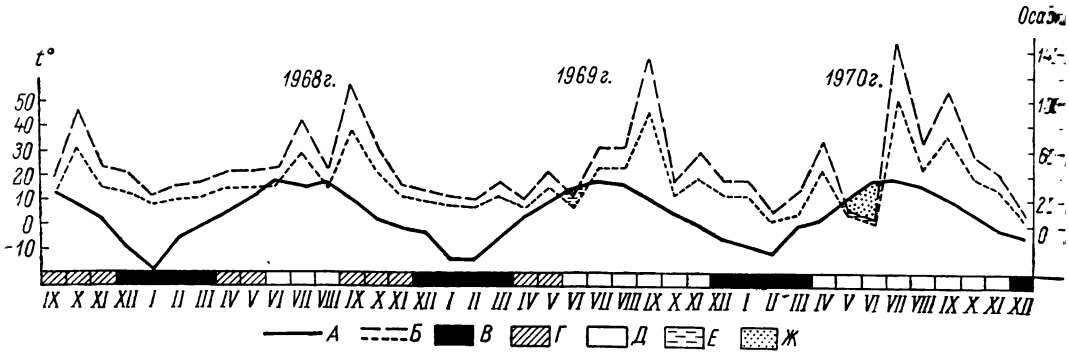
Вид	Надземная масса										Подземная масса													
	15 IV 1968		24 IV 1969		15 X 1969		5 V 1970		18 X 1970		15 IV 1968			24 IV 1969			15 X 1969			5 V 1970		18 X 1970	
	стебли	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли	листья	корневища	корни		корневища	корни		корневища	корни		корневища	корни	корневища	корни
											С К	С К		С К	С К		С К	С К		С К	С К	С К	С К
Anthoxanthum odoratum	1	2	3	4	4	4	4	5	5	5	0 0	0 0		3 2	2 1		4 3	4 3		5 4	5 4	5 4	5 5
Alopecurus pratensis	1	2	1	3	2	3	3	4	4	5	0 0	0 0		2 1	2 0		3 3	4 3		4 4	4 4	5 4	5 4
Alchimilla monticola	2	3	4	5	4	5	5	5	5	5	0 0	0 0		2 1	2 2		4 3	3 2		4 4	4 4	5 4	5 4
Centaurea jacea	1	3	1	5	2	5	2	5	3	5	0 0	0 0		2 1	3 2		3 2	4 3		4 4	4 4	5 4	5 4
Lathyrus pratensis											Материал не закладывался												
Vicia cracca . . .	1	1	1	2	4	4	3	5	4	5													
V. sepium																							

Примечание. С — растительная масса лежит свободно, К — растительная масса лежит в капроне.

половину осени, особенно если она отличается частыми осадками и отсутствием низких температур. Обилие в этот период отмирающей растительной массы создает условия для преимущественного развития сапрофитов.

Трехлетние наблюдения за разложением растительной массы подтвердили предположение о различном протекании этого процесса в биологически разнородном материале.

В образце надземной массы всего травостоя в первый год опыта после зимнего компостирования процентное содержание злаков (по весу) возросло с 65 до 86%, в то время как содержание видов разнотравья сильно снизилось (с 25 до 13%). Такое изменение количественных соотношений между указанными группами свидетельствует о значительно более высоком темпе разложения растительной массы двудольных.



Климадиаграмма за 1967—1970 гг. для научно-опытной станции «Отрадное» (по Вальтеру и Госсену).

А — кривая хода температуры; *Б* — кривые хода осадков; *В* — месяцы со средней минимальной температурой ниже 0°; *Г* — месяцы с абсолютным минимумом температуры ниже 0°; *Д* — безморозный период; *Е* — сухой период; *Ж* — абсолютная засуха.

Растения разных жизненных форм и разные части одного и того же растения также разлагаются по-разному (табл. 1). Так, при повидовом компостировании надземная масса злаков с октября 1967 г. по апрель 1968 г. уменьшилась в весе приблизительно одинаково: *Anthoxanthum odoratum* на 33%, *Alopecurus pratensis* на 30%. Однако, как показали дальнейшие наблюдения, темпы разложения растительной массы этих видов, характеризующихся одним ритмом фенологического развития, но принадлежащих к разным жизненным формам, заметно отличаются: стебли и особенно листья сравнительно мезофитного низового злака *Anthoxanthum odoratum* разлагаются быстрее, чем у более ксероморфного, богатого клетчаткой верхового *Alopecurus pratensis*. К 24 IV 1969 г. листья душистого колоска сильно разрушились, соломины в основном распались на волокна; у лисохвоста лугового к этому времени в общей массе разлагающегося материала все еще встречались редкие размягченные листья (или их части) и было много хорошо сохранившихся соломин. За два года (к 15 X 1969) надземная масса *Anthoxanthum odoratum* почти полностью разложилась, тогда как у *Alopecurus pratensis* оставалось довольно много оформленных обломков стеблей, окончательно распавшихся на волокна лишь к весне 1970 г.

Особенности разложения растительной массы некоторых видов разнотравья, также относящихся к разным феноритмотипам, но (по сравнению со злаками) более четко различавшихся по степени мезоморфности, проявились уже начиная с первого года опыта. Так, к весне 1968 г., т. е. через пять первых осенних и зимних месяцев, убыль в весе мезоморфной *Alchimilla monticola* составила примерно 74%, полное разложение листьев произошло к весне 1969 г., стеблей — к весне 1970 г. У значительно более ксероморфного *Centaurea jacea* за первую зиму потеря в весе составила лишь 38%, что можно объяснить медленным раз-

ложением стеблей этого растения: даже через три года компостирования некоторая часть стеблей еще сохраняла форму. Листья василька лугового разложились в основном уже к весне 1968 г.; сохраняли форму в образцах только крупные проводящие жилки. На основании изложенного можно предположить, что сезонный ритм нарастания и отмирания массы растений (иными словами принадлежность растения к тому или иному феноритмотипу) вряд ли имеет большое значение для интенсивности разложения.

Различна скорость разложения растительной массы и у отдельных видов бобовых. Известно, что надземная масса клевера и люцерны разлагается быстро (Кононова, 1951, 1963). Наши наблюдения показали, что разрушение надземной массы *Lathyrus pratensis*, *Vicia sepium* и *V. cracca* было несколько замедленным. В первый год после зимнего компостирования убыль их веса по сравнению с остальными растениями была наименьшей и составляла лишь 15%. Полное разложение листьев рассматриваемых бобовых произошло через два года компостирования (X 1967—X 1969), причем до весны 1969 г. их листья сохранялись лучше, чем листья злаков. Почерневшие остатки стеблей чины и горошков обнаруживались на учетной площадке даже до весны 1971 г.

Рассматривая под микроскопом образцы растительной массы, затронутые разложением, мы обнаружили, что внешне не потерявшие еще форму, они заполнены переплетением нитчатых и однокле-

ТАБЛИЦА 1

Разложение растительной массы некоторых видов растений, преобладающих в разнотравно-мелкозлаковом сообществе (повидовое компостирование; 0, 1 ... 5 — степени разложения; начало опыта 8 X 1967)

Вид	Надземная масса										Подземная масса													
	15 IV 1968		24 IV 1969		15 X 1969		5 V 1970		18 X 1970		15 IV 1968		24 IV 1969		15 X 1969		5 V 1970		18 X 1970			
	стебли	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли	листья	корневища	корни	корневища	корни	корневища	корни	корневища	корни	корневища	корни		
											С К	С К	С К	С К	С К	С К	С К	С К	С К	С К		
Anthoxanthum odoratum	1	2	3	4	4	4	4	5	5	5	0 0	0 0	3 2	2 1	4 3	4 3	5 4	5 4	5 4	5 4	5 5	
Alopecurus pratensis	1	2	1	3	2	3	3	4	4	5	0 0	0 0	2 1	2 0	3 3	4 3	4 4	4 4	5 4	5 4	5 4	
Alchimilla monticola	2	3	4	5	4	5	5	5	5	5	0 0	0 0	2 1	2 2	4 3	3 2	4 4	4 4	5 4	5 4	5 4	
Centaurea jacea .	1	3	1	5	2	5	2	5	3	5	0 0	0 0	2 1	3 2	4 3	4 3	4 4	4 4	5 4	5 4	5 4	
Lathyrus pratensis	Материал не закладывался																					
Vicia cracca . .	1	1	1	2	4	4	3	5	4	5												
V. sepium . . .																						

Примечание. С — растительная масса лежит свободно, К — растительная масса лежит в капроне.

точных водорослей и гифами грибов. Взятие проб для определения микофлоры растительных остатков производилось дважды: 23 мая 1968 г. (т. е. через 7.5 месяцев после закладки опыта) и 8 октября того же года (т. е. через 12 месяцев).

ТАБЛИЦА 2

Вид и систематическая принадлежность	*Alopecurus pratensis*		*Anthoxanthum odoratum*		*Centaurea jacea*		*Alchimilla monticola*	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Кл. ***Phycomycetes***								
Пор. *Mucorales*								
Mucor griseo-cyaneus Hagem.	—	—	+	—	—	—	—	
M. hiemalis Wehmer	+	+	+	+	+	+	+	
M. racemosus Fres.	—	—	+	—	—	—	—	
Кл. ***Ascomycetes***								
**Sordaria fimicola* (Rob.) Ces. et de Not.	—	—	+	—	—	—	+	
Кл. ***Fungi imperfecti***								
Пор. *Coremiales*								
**Tilachlidium humicola* Oud.	—	—	—	—	—	—	+	
Пор. *Hyphales*								
**Cladosporium gossypicola* Pidopl. et Deniak.	—	—	—	+	—	—	—	
**Gliocladium deliquescens* Sopp	—	+	—	—	—	+	—	
Penicillium aurantio-virens Biourge	+	—	—	—	—	—	—	
P. camemberti Thom	—	—	—	—	+	—	—	
P. commune Thom	—	—	—	—	—	—	+	
P. meleagrinum Biourge	—	—	—	—	—	—	+	
**P. oxalicum* Thom	+	—	—	—	—	—	+	
P. piscarium Westling	—	—	—	—	—	—	+	
**P. purpurogenum* Fler. et Stoll.	—	+	—	—	—	—	—	
P. soppi Zaleski	—	—	+	—	—	—	—	
Stemphylium botryosum Wallr.	—	—	+	—	—	—	—	
**Trichoderma koningii* Oud.	—	+	—	—	—	+	—	
**T. lignorum* (Tode) Harz	+	+	+	—	+	+	+	
**Verticillum cellulosae* Daszewska	—	+	—	+	—	—	—	
Пор. *Melanconiales*								
**Fusarium moniliforme* Sheldon	—	—	—	+	—	—	—	

Не определялись

Примечание. Продолжительность опыта: I — 7.5 месяцев (с 8 X 1967 по 23 V 1968) и II — 12 месяцев (с 8 X 1967 по 9 X 1968). *Звездочками* отмечены грибы-целлюлозоразрушители.

Кроме грибов, которые встречались еще и на ветоши рассматриваемых растений (Мирошниченко и др., 1972), а именно *Alternaria tenuis* Nees, *Botrytis cinerea* Pers. и видов *Cladosporium*, на разлагающемся материале в первый же срок (23 V 1968) были обнаружены новые виды грибов, перешедшие из почвы. В естественных условиях они, вероятно, участвуют в завершающей стадии разрушения, когда растительный материал в сильно измельченном виде смешивается с верхними слоями почвы и представляет собою массу, близкую к грубому гумусу типа «мор». Состав грибов на анализируемых остатках различных видов высших растений определяется не столько видовой принадлежностью субстрата, сколько степенью его разложения (табл. 2). Так, на образцах *Alopecurus pratensis* и *Centaurea jacea* при сравнительно небольшой степени разложения в первое время присутствуют *Trichoderma lignorum* (Tode) Harz и виды *Penicillium*. На дальнейших стадиях разложения участвует большое число целлюлозоразрушителей: *Gliocladium deliques-*

cens Sopp, *Penicillium purpurogenum* Fler. et Stoll., *Pyrenochaeta centaurea* Vogl., *Trichoderma koningii* Oud., *Verticillium cellulosae* Dasz.

На быстро разлагающемся растительном материале *Alchimilla monticola* и *Anthoxanthum odoratum* уже с начала опыта присутствуют такие активные целлюлозоразрушители, как *Trichoderma lignorum* (Tode) Harz., *Sordaria fimicola* (Rob.) Ces. et de Not. и позднее присоединяются виды, уже перечисленные для *Alopecurus pratensis* и *Centaurea jacea*. Мукоровые грибы встречаются на всех стадиях разложения.

Подземная растительная масса закладывалась после отмывки водой. Во время компостирования происходило естественное перемешивание ее с почвенными частицами, поэтому сразу же стала очевидной нецелесообразность взвешивания снятого образца. Кроме того, весной 1968 г. в образцах на живых корневищах *Alopecurus pratensis, Centaurea jacea* и *Alchimilla monticola* появились этиолированные побеги. Во всех случаях подземная масса, заложенная без капроновых мешочков и перемешавшаяся с почвой, разлагалась быстрее, чем в капроне. Это обстоятельство свидетельствует против применения мешочков в опытах подобного рода. Однако потемневшие полуразложившиеся остатки, свободно лежащие под дерниной, нередко невозможно найти, тогда как в капроне их судьбу можно проследить до полной гумификации.

Подземная масса (особенно корни) *Alopecurus pratensis*, так же как и надземная, разлагается заметно медленнее, чем у *Anthoxanthum odoratum*. Так, корневища и корни душистого колоска, свободно пролежавшие под дерниной два с половиной года (с X 1967 до V 1970), практически полностью разложились; некоторое исключение составляли сухие сильно одревеснев шие «узлы» на корневищах этого злака, оставшиеся лежать редкими отдельными кусками вплоть до 18 X 1970, когда они были найдены уже разложившимися. Подземная масса лисохвоста лугового вне капроновых мешочков полностью разложилась только к осени 1970 г., т. е. за три года; в капроне к этому же сроку еще сохранились слежавшиеся комочки с отдельными кусочками корневищ.

Разложение подземной массы у различных видов разнотравья также идет по разному. Так, корни василька лугового разлагаются значительно быстрее, чем корневища того же растения, и в первые два года заметно быстрее, чем корни манжетки. За три года наблюдений корни и корневища *Alchimilla monticola* и корневища *Centaurea jacea* в капроновых мешочках разложились не полностью. Среди грубо гумифицированной массы изредка встречались слабо оформленные отдельности. В образце подземной массы всего лугового травостоя после трехлетнего периода разложения, кроме корневищ указанных видов разнотравья, обнаружены также и куски корневищ («узлы») душистого колоска. Корневая масса разложилась целиком.

Проводимые исследования показали неоднородность растительной массы сообщества, составленной разнообразными компонентами, характеризующимися каждый особой спецификой разложения. В общей сложности растительная масса (как надземная, так и подземная) в изучаемых условиях разлагается в основном за 3—3.5 года. Эти данные вполне согласуются с показателями средней продолжительности периода, необходимого для полного обновления подземных органов растений на исследуемых лугах Северо-Запада лесной зоны европейской части СССР (Игнатенко и др., 1968).

В процессе работы выявились недостатки примененной методики. Перемешивание с почвой закладываемого материала, естественно происходящее во время опыта, пронизывание его живыми корнями окружающих учетную площадку растений не позволяют следить за интенсивностью разложения по изменению веса и химического состава образца, свободно лежащего в травостое. Учитывая это обстоятельство, в дальнейшем надземная и подземная масса отдельных видов закладывалась в мелкую капроновую сетку в определенном соотношении с почвой (подземная масса) или со мхом (надземная масса). Предварительно под-

земные органы убивались при температуре +105°. Взвешивание снятого образца сопровождалось определением количества минеральных примесей, что дает возможность корректировать изменения веса собственно органической массы.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова Л. Н. и М. Ф. Люжин. (1966). Влияние условий разложения на соотношение процессов минерализации и гумификации растительных остатков. Зап. ЛСХИ, 105, 1. — Ваксман С. А. (1937). Гумус. — Джалилова А. О. (1971). Опыт применения биолого-морфологического метода при изучении продуктивности злаков. Бот. ж., 56, 3. — Добрынин Г. М. (1963). Рост и формирование вегетативных органов злаков. Автореф. докт. диссерт. — Игнатенко И. В., В. П. Кириллова, В. М. Понятовская. (1968). Динамика фитомассы мелкозлаково-разнотравного сообщества. В сб.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Международн. симпозиум, СССР, 28 августа—12 сентября 1968 г. — Игнатенко И. В., В. Д. Друзина, Г. П. Меньшикова и Е. Д. Мирошниченко. (1970). Почвы опытных участков и изменение их свойств при залужении и разных способах использования луга. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Кильдюшевский И. Д. (1970). Состав и сложение мохового покрова мелкозлаково-разнотравного сообщества. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Кильдюшевский И. Д. (1971). Годичная динамика роста и отмирания *Rhytidiadelphus squarrosus* в Ленинградской области. Бот. ж., 56, 8. — Кононова М. М. (1951). Проблема почвенного гумуса и современные задачи его изучения. — Кононова М. М. (1963). Органическое вещество почвы, его природа, свойства и методы изучения. — Коротков А. А., М. В. Новицкий. (1969). Процессы гумификации растительных остатков в дерново-подзолистых почвах. Почвоведение, 6. — Кравков С. П. (1908). Материалы к изучению процессов разложения растительных остатков в почве. — Макаревич В. Н. (1970а). Изменение состава и строения травостоя мелкозлаково-разнотравного сообщества в зависимости от различных мер воздействия. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Макаревич В. Н. (1970б). Растительный покров территории научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР «Отрадное» и окружающей ее местности. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Макаревич В. Н. (1971). Некоторые результаты круглогодичных исследований первичной биологической продуктивности луговых растительных сообществ. Бот. ж., 56, 1. — Макаревич В. Н. и В. М. Понятовская. (1971). Ветошь и подстилка на суходольных лугах. I. Бот. ж., 56, 3. — Мирошниченко Е. Д., Л. Н. Новичкова-Иванова, Т. В. Павлова, В. М. Понятовская, И. С. Скалон. (1972). Ветошь и подстилка на суходольных лугах. II. (химическая и микробиологическая характеристика растительной массы). Бот. ж., 57, 2. — Павлова Т. В. (1970). Эколого-систематическая характеристика микофлоры мелкозлаково-разнотравных лугов. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Павлова Т. В. (1971). Роль грибов в разложении растительной массы на лугах. Бот. ж., 56, 3. — Скалон И. С. (1970). Влияние различных сроков скашивания и минеральных удобрений на микробиологическую активность почвы и ризосферы мелкозлаково-разнотравного сообщества. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Burges A. (1967). The decomposition of organic matter in the soil. В кн.: Soil Biology. — Łomnicki A., E. Bandola a. K. Jankovska. (1968). Modification of the Wiegert-Evans method for estimation, of net primary production. Ecology, 49, 1. — Reintam L., E. Arvisto, K. Kaupmees. (1970). On the formation of humus as the result of transformation of plant residues in forest litter. In.: Estonian contributions to the international biological programme. — Weaver J. E. (1947). Rate of decomposition of roots and rhizomes of certain range grasses in undisturbed-prairie soil. Ecology, 28, 3. — Weaver J. E. a. E. Zink. (1946). Annual increase of underground materials in three range grasses. Ecology, 27, 1. — Wiegert R. G. a. C. Evans. (1964). Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field is southeastern Michigan. Ecology, 45, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 VIII 1971).

УДК 581.524.44 : 582.782 (477.9)

Т. Г. Ларина и Н. И. Рубцов

О ПАЛИУРУСНИКАХ КРЫМА

T. G. LARINA AND N. I. RUBTZOV. ON THE *PALIURUS*-COMMUNITIES OF CRIMEA

В статье дана краткая характеристика шибляковых сообществ с преобладанием *Paliurus spina-christi* Mill., широко распространенных в Крыму от морского побережья до 400 м над ур. м. по склонам южной экспозиции. Приведены наблюдения по динамике этих сообществ под воздействием антропогенных факторов.

В литературе по растительности Крыма о палиурусниках имеются весьма скудные сведения. Упоминание о «кустарниковом лесе из дуба пушистого *Quercus pubescens* Willd. и держи-дерева *Paliurus spina-christi* Mill.» впервые находим у В. П. Малеева (1928 : 5). С. С. Станков (1933) отмечает несколько вариантов кустарниковых зарослей, среди которых и *Paliuretum* с преобладанием колючего держи-дерева, образующего иногда непроходимые заросли. Цитируемый автор указывает, что по своему сложению они близки к восточносредиземноморской фригане, но отличаются от нее почти полным отсутствием средиземноморских вечнозеленых видов. Н. И. Рубцов (1958), характеризуя типы растительности полуострова, особо выделяет шибляки. Среди них он указывает на палиурусники как вариант шибляка, весьма характерный для всего южного Крыма. На геоботанической карте Крыма масштаба 1 : 600 000 (Рубцов и др., 1966), составленной сотрудниками Никитского ботанического сада, показаны достаточно большие участки шибляков из палиуруса и дуба пушистого в сочетании с разнотравно-ковыльно-бородачевыми и разнотравно-тимьянниково-типчаковыми степями в районе между Симферополем и Севастополем, а также в окрестностях Старого Крыма.

Ниже излагаются новые, более подробные данные о палиурусниках Крыма, полученные в результате специального изучения их в 1970 г. Полевые маршрутные наблюдения были выполнены Т. Г. Лариной под руководством Н. И. Рубцова, которому принадлежит также и участие в подготовке этой статьи к печати.

Сообщества с преобладанием палиуруса приурочены главным образом к северо-западному макросклону Крымских гор, точнее к их предгорьям. Палиурусники встречаются и в восточном Крыму (от Алушты до Карадага, в окрестностях Феодосии).

Наши наблюдения и литературные материалы свидетельствуют о том, что эти сообщества встречаются практически на склонах любой экспозиции (кроме северной), однако чаще всего они приурочены к южным склонам (южной, юго-восточной, юго-западной экспозиции). На северо-западных и северо-восточных склонах располагаются лишь единичные участки этих сообществ. Крутизна склонов, занятых палиурусниками, колеблется в пределах 25—35°, реже они встречаются на склонах крутизной 20—25°. На очень крутых (35—45°) и пологих склонах (10—15°) они наблюдаются редко. Почвы обычно защебненные, каменистые. Палиурусники располагаются на различных высотах — от 30 до 400 м над ур. м. В восточном Крыму они наиболее обычны на высотах 150—250 м, а на северном макросклоне — на высотах 50—250 м. Высота кустарникового яруса палиурусников обычно не превышает 1.5 м, а степень сомкнутости этого яруса колеблется в пределах 0.2 — 0.4 (0.6); сомкнутость часто неравномерная, что, по-видимому, связано с преобладанием у палиуруса вегетативного размножения (Иванова, 1946). Тех «непроходимых зарослей», о которых упоминают некоторые авторы (Станков, 1933; Королева, 1940; Иванова, 1946), палиурус в Крыму не образует.

Древесно-кустарниковый ярус палиурусников слагается главным образом гемиксерофитами. Кроме господствующего в этом ярусе *Paliurus spina-christi* Mill., в большинстве наших полевых описаний постоянно отмечались *Quercus pubescens* Willd., *Jasminum fruticans* L., *Carpinus orienta-*

lis Mill., *Rosa horrida* Fisch. ex Crep. Это наиболее характерные («верные») виды данного сообщества. Менее постоянными его компонентами являются *Berberis orientalis* Schneid., *Ulmus* sp., *Rhamnus cathartica* L., *Cotinus coggygria* Scop. Таким образом, кроме гемиксерофитов, здесь имеются и лесные виды (*Rhamnus cathartica*, некоторые виды *Ulmus*) Встречаемость других видов в кустарниковом ярусе менее постоянна; к таким менее постоянным компонентам относятся *Rosa corymbifera* Borkh., *Pyrus elaeagrifolia* Pall., *Cornus mas* L., *Pistacia mutica* Fisch. et Mey.

В составе кустарникового яруса имеются виды, отмеченые лишь в 3—5% описаний, сделанных нами. Эти виды имеют различную экологию; среди них есть гемиксерофиты, лесные и степные виды: *Crataegus orientalis* Pall. ex M. B., *C. monogyna* Jacq., *C. kyrtostyla* Fingerh., *C. pentagyna* Waldst. et Kit., *C. azarella* Griseb., *Ligustrum vulgare* L., *Cerasus mahaleb* (L.) Mill., *Amygdalus nana* L., *Prunus stepposa* Kotov, *Malus praecox* (Pall.) Borkh., *Cytisus* sp.

В травостое палиурусников, в отличие от древесно-кустарникового яруса, преобладают уже не гемиксерофиты, а виды степной экологии, хотя гемиксерофиты и нагорные ксерофиты здесь также многочисленны. Основу травостоя обычно слагают *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, а также полукустарничек *Thymus callieri* Borb., реже *Aegilops biuncialis* Vis., *Elytrigia scythica* (Nevski) Nevski, *Xeranthemum annuum* L., а из полукустарничков — *Thymus dzevanovskyi* Klok. et Schost., *Teucrium polium* L., *T. chamaedrys* L. s. l. Высокую степень постоянства (однако при небольшом обилии) имеют *Eryngium campestre* L., *Zerna riparia* (Rehm.) Nevski, *Achillea nobilis* L., *Sideritis montana* L., *Convolvulus cantabrica* L., *Stipa capillata* L., *Potentilla recta* L., *Poterium polygamum* Waldst et Kit., *Medicago romanica* Prod.. *Melica taurica* C. Koch, *Plantago lanceolata* L., *Linum euxinum* Juz.; менее постоянны в травостое *Phlomis taurica* Hartwiss ex Bunge, *Helianthemum salicifolium* Mill., *Centaurea diffusa* Lam., *Scabiosa ucrainica* L., *Artemisia* sp., *Marrubium praecox* Janka, *Asperula stevenii* V. Krecz., *Dianthus marschallii* Schischk., *Centaurea sterilis* Stev., *Carex* sp., *Kohlrauschia prolifera* (L.) Kunth, *Pimpinella lithophila* Schischk., *Inula oculus-christi* L., *Asparagus verticillatus* L., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Galium verum* L. В общей сложности в травостое палиурусников зарегистрировано около 200 видов. По своей экологии они распределяются следующим образом: степных видов 30%, гемиксерофитов 30%, нагорных ксерофитов 8%, лесных 6.5%, луговостепных 4.5%, луговых 2.5%, сорных 8.5%; остальные 10% составляют виды невыясненной экологии.

Биологический спектр палиурусников

Жизненные формы	Число видов	Процент от общего числа видов
Деревья, кустарники, полукустарники	25	10
Кустарнички и полукустарнички .	19	8
Травянистые многолетники . . .	124	52
Однолетники и двулетники . . .	71	30

Анализ компонентов палиурусовых сообществ в отношении жизненных форм показывает (см. таблицу), что более половины видов, участвующих в их сложении, травянистые многолетники. Однако однолетники и двулетники тоже достаточно многочисленны, что вообще характерно для крымской флоры (Рубцов и др., 1961). Кустарнички и полукустарнички представлены в небольшом числе видов, однако некоторые из них играют существенную роль в сложении сообществ, например *Teucrium polium* L., *T. chamaedrys* L. s. l., *Thymus dzevanovskyi* Klok. et Schost., *Th. callieri* Borb.

По типу географических ареалов в палиурусниках Крыма преобладают средиземноморские и европейско-средиземноморские виды.

Описываемые сообщества редко бывают монодоминантными. Как правило, к доминанту *Paliurus spina-christi* Mill. присоединяются другие кустарники (3—4 вида, иногда до 10 видов) или единичные низкорослые деревья: *Quercus pubescens* Willd., *Pistacia mutica* Fisch. et Mey., *Ulmus* sp. Присутствие этих деревьев указывает на вторичность палиурусовых сообществ, образовавшихся, по-видимому, на месте некогда бывших здесь гемиксерофильных лесов или редколесий. В предгорьях Крыма нам нередко приходилось наблюдать эколого-топологические ряды, где крайними стадиями являются палиурусник и лес (чаще всего дубовый), между которыми располагаются переходные сообщества: лесные с подлеском из держи-дерева, затем палиурусники со значительным участием лесных элементов и, наконец, небольшие участки почти чистых палиурусников (главным образом у подножья склонов, вдоль дорог и близ населенных пунктов).

Анализ видового состава палиурусников также достаточно определенно указывает на их прошлое, так как здесь сохранились еще некоторые лесные виды как в кустарниковом ярусе (*Rhamnus cathartica* L., *Rosa corymbifera* Borkh., *Ligustrum vulgare* L., виды *Crataegus*), так и в травостое (*Hypericum perforatum* L., *Althaea cannabina* L., *Dactylis glomerata* L., *Galium mollugo* L. и др.). Палиурусники являются, по-видимому, одной из последних, наиболее устойчивых стадий в ряду дигрессии древесно-кустарниковой растительности, так как выпас скота и другое дальнейшее хозяйственное использование этих сообществ значительно ослабевает. Участки палиурусников как малопригодные угодья надолго остаются почти полностью исключенными из хозяйственной эксплуатации, а это обстоятельство благоприятствует началу новой, восстановительной серии. Восстановительный процесс связан с сохранением и дальнейшим укреплением элементов прежних сообществ, на месте которых образовались палиурусники, а также с появлением новых всходов и подроста. В тех редких случаях, когда в палиурусниках сохраняются отдельные плодоносящие экземпляры дуба, ильма, фисташки, можно наблюдать молодой подрост этих пород. Подрост самого палиуруса наблюдается повсеместно (до 5—6 особей на 100 м^2).

На месте каких сообществ возникли палиурусники? Дать полный и точный ответ на этот вопрос пока еще не представляется возможным. Однако позволим себе привести некоторые относящиеся сюда факты. Нам неоднократно приходилось наблюдать палиурусники в сочетании с лесными сообществами. Начнем с района наибольшего распространения таких палиурусников — Севастопольского. Здесь южные склоны, вытянутые вдоль рек Качи и Бельбека, заняты палиурусниками, сочетающимися с небольшими участками дубняков, а также с участками типчаково-тимьянниковых сообществ, а местами с каменистыми осыпями. Эти фрагменты дубового леса можно объединить в следующие дигрессивные ряды, каждый из которых заканчивается палиурусниками.

Дигрессивные ряды дубняков *(Quercetum pubescentis)* в западной части предгорий Крыма (Севастопольский район)

I ряд

Довольно густой дубняк (сомкнутость 0.5—0.6); единично: *Carpinus orientalis* Mill., *Paliurus spina-christi* Mill. В травостое преобладают: *Elytrigia maeotica* (Prokud.) Prokud., *Carex cuspidata* Host, *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., *Dactylis glomerata* L.

Дубняк изреженный (сомкнутость 0.3); единично: *Carpinus orientalis* Mill. *Paliurus spina-christi* Mill. В травостое преобладают: *Thymus callieri* Borb., *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., *Aegilops biuncialis* Vis.

Дубняк изреженный (сомкнутость 0.3) с хорошо сформированным ярусом из палиуруса. В нижнем ярусе преобладают: *Thymus callieri* Borb., *Teucrium chamaedrys* L. s. l., *Festuca sulcata* (Hack.) Nym.

II ряд

Довольно густой дубняк (сомкнутость 0.5—0.6) с подлеском из *Carpinus orientalis* Mill.; единично: *Cornus mas* L., *Pyrus elaeagrifolia* Pall., *Paliurus spina-christi* Mill. В травостое преобладают: *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Dactylis glomerata* L., *Prunella vulgaris* L., *Zerna riparia* (Rehm.) Nevski.

Дубняк изреженный (сомкнутость 0.3) с подлеском из *Carpinus orientalis* Mill. и *Paliurus spina-christi* Mill.; единично: *Ulmus* sp., *Rosa corymbifera* Borkh., *Crataegus* sp. В травостое преобладают: *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Poterium polygamum* Waldst. et Kit.

Дубняк изреженный (сомкнутость 0.3) с подлеском из палиуруса; единично: *Crataegus orientalis* Pall. ex M. B., *Rosa corymbifera* Borkh., *Carpinus orientalis* Mill. В травостое преобладают: *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., вместе с которыми в большом количестве отмечен полукустарничек *Thymus callieri* Borb.

Среди собственно палиурусников, по нашим наблюдениям, намечается следующая дигрессивная серия сообществ:

Палиурусник (сомкнутость кустарникового яруса 0.3—0.4); единично: *Quercus pubescens* Willd. (угнетен), *Carpinus orientalis* Mill., *Rosa horrida* Fisch. ex Crep., *Crataegus* sp., *Ulmus* sp. В травостое преобладают: *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Aegilops biuncialis* Vis., *Xeranthemum annuum* L., обилен также полукустарничек *Thymus callieri* Borb.

Палиурусник (сомкнутость кустарникового яруса 0.4); единично: *Ulmus* sp., *Carpinus orientalis* Mill., *Quercus pubescens* Willd. (угнетен), *Berberis orientalis* Schneid. В травостое преобладает *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng.

Почти чистый палиурусник (сомкнутость кустарникового яруса 0.1—0.2); единично: *Rosa horrida* Fisch. ex Crep. В нижнем ярусе преобладает *Thymus callieri* Borb.

Чистый палиурусник (сомкнутость 0.2), без примеси других кустарников. В травостое преобладают эфемеры: *Zerna tectorum* (L.) Panz., *Bromus squarrosus* L., *Haynaldia villosa* (L.) Schur, *Aegilops biuncialis* Vis.

В районе Симферополя по соседству с палиурусниками часто располагаются сильно разреженные полянами и прогалинами скумпиевые дубняки (Quercus pubescens—Cotinus coggygria). Палиурусники этого района также обогащены скумпией.

Дигрессивный ряд сообществ в центральной части северных предгорий Крыма (Симферопольский район)

Дубняк скумпиевый (сомкнутость 0.4—0.5); единично: *Carpinus orientalis* Mill., *Euonymus verrucosa* Scop., *Rhamnus cathartica* L., *Crataegus* sp., *Ligustrum vulgare* L., *Paliurus spina-christi* Mill. В травостое преобладают: *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng.

Палиурусник скумпиевый (сомкнутость 0.4); единично: *Crataegus* sp., *Quercus pubescens* Willd., *Rosa corymbifera* Borkh., *Carpinus orientalis* Mill., *Cornus mas* L., *Ligustrum vulgare* L. В травостое преобладают: *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Zerna riparia* (Rehm.) Nevski, *Delphinium paniculatum* Host, *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd.

Палиурусник (сомкнутость 0.3—0.4); единично: *Quercus pubescens* Willd., *Cotinus coggygria* Scop., *Jasminum fruticans* L. В травостое преобладают: *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, а вместе с ними полукустарничек *Thymus callieri* Borb.

Отмирающий палиурусник с *Thymus callieri* Borb. в нижнем ярусе.

В Белогорском районе распространены дубняки (Quercetum pubescentis) с подлеском из различных видов боярышника. В палиурусниках этого района также наблюдается постоянная примесь этих видов: *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit., *C. azarella* Griseb., *C. orientalis* Pall. ex M. B., *C. kyrtostyla* Fingerh.

Дигрессивный ряд сообществ в восточных предгорьях Крыма (Белогорский район)

Изреженный дубняк (сомкнутость 0.3) с густым подлеском из *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit., *C. monogyna* Jacq.; единично: *Pyrus communis* L., *Cornus mas* L., *Ligustrum vulgare* L., *Carpinus orientalis* Mill., *Rosa corymbifera* Borkh. В травостое преобладает *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., а из полукустарничков *Thymus callieri* Borb.

Палиурусник (сомкнутость 0.3—0.4) с изреженным ярусом дуба *Quercus pubescens* Willd.; единично: *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit., *Cornus mas* L., *Carpinus orientalis* Mill. В нижнем ярусе преобладают: *Thymus callieri* Borb., *Festuca sulcata* (Hack.) Nym.

Палиурусник (сомкнутость 0.4—0.5) со значительным участием боярышника *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit., *C. azarella* Griseb., *C. orientalis* Pall. ex M. B.; единично: *Cornus mas* L., *Rosa corymbifera* Borkh., *Pyrus elaeagrifolia* Pall. В травостое преобладают: *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., постоянно и в большом обилии представлен полукустарничек *Thymus callieri* Borb.

Палиурусник (сомкнутость 0.4—0.5) с единичными экземплярами *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit., *C. kyrtostyla* Fingerh., *Cornus mas* L., *Rhamnus cathartica* L., *Ulmus* sp. В нижнем ярусе преобладают: *Thymus callieri* Borb., *Festuca sulcata* (Hack.) Nym.

В Восточном Крыму сообщества палиуруса часто сочетаются со светлыми разреженными дубняками или же с фисташниками. Дуб пушистый и фисташка здесь нередко встречаются в качестве компонентов палиурусников.

Приведенные выше наблюдения могут, как нам кажется, явиться предварительным, исходным материалом для дальнейших исследований динамики шибляковых и некоторых лесных сообществ Крыма.

ЛИТЕРАТУРА

Иванова А. В. (1946). Можжевеловые редколесья южной Армении. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 4. — Королева А. С. (1940). Очерк растительности центральной части южного склона Гиссарского хребта и ее естественнокормовые ресурсы. Тр. Тадж. базы АН СССР, 8. — Малеев В. П. (1928). Очерк растительности Судак-Алуштинского района. Зап. ГНБС, X, 1, — Рубцов Н. И. (1958). Краткий обзор типов растительности Крыма. Бот. ж., 4. — Рубцов Н. И., Л. А. Привалова и И. В. Крюкова. (1961). Краткий био-экологический анализ флоры Крыма. Бот. ж., 8. — Рубцов Н. И., И. Н. Котова и Л. В. Махаева. (1966). Растительный покров. В кн.: Ресурсы поверхностных вод СССР, 6, 4 (Крым). — Станков С. С. (1933). Основные черты в распределении растительности южного Крыма (Севастополь — Феодосия). Бот. ж., 1—2.

Никитский ботанический сад,
г. Ялта.

(Получено 30 III 1971).

УДК 576.312.37 : 582.99

Н. С. Ханджян

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *TRIPLEUROSPERMUM* Sch. Bip. *(ASTERACEAE)*

С 1 рисунком

N. S. KHANDZHYAN. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES OF *TRIPLEUROSPERMUM* SCH. BIP. (*ASTERACEAE*).

Проведено определение хромосомных чисел у семи кавказских видов рода *Tripleurospermum* Sch. Bip.; четыре из них оказались диплоидами, а три вида — тетраплоиды.

В кариотипах всех изученных видов встречены одинаковые хромосомы, большинство из которых, по-видимому, являются субметацентрическими. В кариотипах диплоидов присутствуют две пары акроцентрических хромосом, с хорошо заметными спутниками. Спутничные хромосомы обнаружены и в метафазных пластинках тетраплоидных видов. Подтвердилось ранее сделанное определение числа хромосом у *T. disciforme*. Высокогорный вид *T. caucasicum* представлен соматическим числом хромосом 36.

Род *Tripleurospermum* (*Asteraceae*), трехреберник, в принимаемом ныне объеме включает 30 видов, произрастающих в северном полушарии. В пределах СССР, где их насчитывается около 24 видов, он богато представлен во флоре Кавказа. Систематика рода *Tripleurospermum* все еще недостаточно изучена. Виды этого рода, обладая большим морфологическим сходством, часто образуют в природе полиплоидные комплексы и представляют собой трудные объекты для таксономической обработки. В связи с систематической обработкой рода *Tripleurospermum,* которая проводится нами в настоящее время, были определены соматические числа хромосом некоторых видов трехреберника.

Для рода *Tripleurospermum* имеются многочисленные литературные данные, которые касаются чисел хромосом шести видов рода. Лучше всего изучены виды *T. inodorum* (L.) Sch. Bip. и *T. maritimum* (L.) Koch. Впервые сорное растение *T. inodorum* было изучено кариологически Хюзером (Hüser, 1930). Материал был получен с о. Борнхольм (Дания). Установленное им соматическое число $2n=18$ в дальнейшем подтвердилось исследователями разных стран (Tischler, 1934, 1937; Delay, 1947; Löve a. Löve, 1948; Sorsa, 1962). Были найдены также тетраплоидные расы *T. inodorum* с соматическим числом хромосом 36. (Löve a. Löve, 1961; Lövkvist, 1962; Koul, 1964; Gadella, Kliphuis, 1966).

Большинство авторов, считавших *T. maritimum* весьма полиморфным видом, подразделяют его на несоклько подвидов, к числу которых относят и *T. inodorum*. Ареал этого заносного сорного растения охватывает Канаду и почти всю Европу, а некоторые подвиды этого вида, распространяясь на юг, доходят до Средней Азии.

Хагерупом (Hagerup, 1941) впервые было установлено хромосомное число $2n=18$ у *T. maritimum* с о-вов Зеландия и Гренландия.

По данным Ваарама (Vaarama, 1953), у скандинавских подвидов *T. maritimum* и у многочисленных вариаций этих подвидов встречаются хромосомные числа 18, 36, 54.

Согласно исследованиям Роттгардт (Rottgardt, 1956), *T. maritimum* из нескольких районов ГДР и ФРГ представлен двумя подвидами. Ею обнаружены диплоидные и тетраплоидные формы — *T. maritimum* subsp. *inodorum* с $n=9$ и $n=18$, и *T. maritimum* subsp. *maritimum* с $n=9$. Многочисленные мейозы и деления в соматических клетках, просмотренные этим автором, показали, что размеры хромосом у всех диплоидов одинаковы, а у тетраплоидов хромосомы мельче, чем у диплоидов.

В дальнейшем хромосомные числа 18 и 36 для *T. maritimum* были неоднократно подтверждены другими авторами (Löve, 1954; Lövkvist, 1962; Hedberg a. Hedberg, 1964; Harling, 1965; Larsen, 1965; Murin, Váchová, 1967).

Кей (Кау, 1964) определил число хромосом у *T. maritimum* из 21 пункта Южной, Центральной, Восточной и Северной Европы. Все экземпляры оказались тетраплоидами. Изученные им же растения этого вида из Великобритании, из северной Франции и из северной Польши были диплоидами. Им, кроме того, найден триплоидный гибрид между диплоидным и тетраплоидным *T. maritimum* subsp. *inodorum*.

T. maritimum (L.) var. *agrestis* (Knaf.) Wilmott. в Канаде, как и в Евразии, представлен двумя хромосомными популяциями (Muligan, 1959 г.): приморские экземпляры, собранные с берегов Атлантического океана, оказались диплоидами, а растения, собранные вдоль шоссе и железных дорог, имели тетраплоидные наборы хромосом. Этим автором впервые для рода *Tripleurospermum* обнаружена добавочная хромосома. У всех пяти исследованных растений с о. Шарлоттаун (Канада) найдена одна добавочная хромосома (2n=18+B); четыре растения из Кинкора имели одну добавочную хромосому, а одно растение из того же местонахождения — две добавочные хромосомы (2n=18+2B). Автору кажется более вероятным, что добавочная хромосома могла возникнуть до интродукции данного вида в Канаду, из одного европейского источника, откуда и были распространены обычные диплоиды.

По исследованиям А. Лёве и Д. Лёве (Löve, 1954; Löve a. Löve, 1956, 1961), *T. ambiguum* (Ledeb.) Er. et Sav., ранее описанный как *Pyrethrum ambiguum* Ledeb., является диплоидом. Он хорошо отличается от диплоида Западной Европы — *T. maritimum* (L.) Hart., так же как и от тетраплоидного сорного растения — *T. inodorum* (L.) Sch. Bip.

Что касается кавказских видов рода *Tripleurospermum*, то они цитологически почти не изучены. В справочнике «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) приводятся соматические числа широко распространенных на Кавказе видов — *T. caucasicum* (Willd.) Hayek 2n=18, *T. disciforme* (C. A. Mey.) Sch. Bip. 2n=18 и *T. rupestre* (Somm. et Lev.) Pobed. 2 n=18.

Для *T. subnivale* Pobed., по материалам с Арагаца, установлена тетраплоидная раса с хромосомным числом 36 (Тумаджанов, Беридзе, 1970), в то время как на Западном Кавказе обнаружена диплоидная раса этого же вида (Тумаджанов, Беридзе, 1968).

Таким образом, по опубликованным данным, которые касаются только чисел хромосом, род *Tripleurospermum* обладает одним основным числом хромосом, а именно x=9.

Нами проведено определение хромосомных чисел семи кавказских видов трехреберника. Материал для исследования был собран в разных районах Армянской ССР во время экспедиций в 1969 и 1970 гг. (см. таблицу), а также был получен из Ботанического института АН СССР. Гербарии изученных образцов хранятся в Ботаническом институте АН АрмССР в Ереване и в БИНе АН СССР в Ленинграде.

Числа хромосом изучались на постоянных давленых препаратах кончиков корней. Проростки были получены из семян в чашках Петри. Применялась предварительная обработка кончиков корней 0.2% раствором колхицина в течение 2 часов. Из колхицина материал переводился в 0.01% раствор оксихинолина на 1 час, а затем фиксировался по Баталья (5 : 1 : 1 : 1 — Battaglia, 1957, а, б) и окрашивался по Фёльгену.

Основные результаты исследования приведены в таблице; показаны хромосомные наборы трех видов (см. рисунок).

Высокогорный альпийский вид *T. caucasicum* (Willd.) Hayek с более или менее широкими черно-бурыми листиками обертки и длинным хохолком семянки, произрастающий около пятен вечного снега, в двух разных местонахождениях оказался тетраплоидом с соматическим числом хромосом 36. Матвеевой и Тихоновой для этого вида было определено число 2n=18 (Хромосомные числа цветковых растений, 1969).

T. disciforme (C. A. Mey.) Sch. Bip. — широко распространенный на Кавказе вид, приурочен к влажным местообитаниям. Для данного вида

Хромосомные числа кавказских видов рода *Tripleurospermum* Sch. Bip.

Вид	Собственные определения 2n	Изученные образцы	Определения, сделанные другими авторами, 2n
T. caucasicum (Willd.) Hayek	36	АрмССР, Гегамский хребет, сев.-восточный склон г. Кзыл Зиарат, 3250 м, 18 VIII 1969, Н. С. Ханджян, №№ 105, 120	18 Т. С. Матвеева, А. Д. Тихонова, 1969
То же	36	АрмССР, массив Арагац, окрестн. Севелич, 18 IX 1970, Н. С. Ханджян, № 551.	
T. disciforme (C. A. Mey.) Sch. Bip.	18	АрмССР, Кафанский район, сел. Гехи, у места слияния р. Гярд и р. Гехи, 12 VII 1969, Н. С. Ханджян, № 32	18 В. Г. Гриф, 1969
То же	18	АрмССР, бассейн оз. Севан, обнаженные грунты к западу от сел. Шоржи, 8 VIII 1970, Н. С. Ханджян, № 379	
T. parviflorum (Willd.) Pobed.	18	АрмССР, Арташатский район, сел. Кахцрашен, травертины между г. Кармирсар и Илин-Даг, 9 VI 1965, Э. Ц. Габриэлян, № 98170	—
T. sevanense (Mand.) Pobed.	18	АрмССР, Басаргечарский район, г. Варденис (Басаргечар), влажный луг, 2000 м, 13 VII 1970, Н. С. Ханджян, №№ 479, 483	—
T. szowitzii (DC.) Pobed.	36	АрмССР, Красносельский район, субальпийский луг в окрестн. сел. Агбулаг, 2100 м, 12 VII 1970, Н. С. Ханджян, № 411	—
T. transcaucasicum (Mand.) Pobed.	18	АрмССР, Амасийский район, окрестн. сел. Тапакянд, влажный луг, 2000 м, 23 VII 1969, Н. С. Ханджян, №№ 64, 69	—
T. tzvelevii Pobed.	36	АзССР, Лерикский район, окрестн. пос. Лерик, пологий юго-восточный склон горы, заросли кустарников у вершин, 17 VII 1963, А. Е. Бобров, Н. Н. Цвелев, № 552	—
То же	36	АрмССР, Ереван, между Варташен и Советашен, по дороге, 24 VI 1970, Н. С. Ханджян, № 311	—

нами установлено число 2n = 18, которое совпадает с результатами Грифа (Хромосомные числа цветковых растений, 1969).

T. parviflorum (Willd.) Pobed. — обитатель полынных пустынь и полупустынь, маленький однолетник с мелкими корзинками, с зелеными листиками обертки; в наших сборах оказался диплоидом с 2n = 18.

То же число 2n = 18 определено для вида *T. sevanense* (Mand.) Pobed., произрастающего на сырых лугах северной Армении и Южного Азербайджана. Нами этот вид был собран в типичном местонахождении.

T. szowitzii (DC.) Pobed., собранный в среднем горном поясе, на влажных субальпийских лугах, является тетраплоидом, с соматическим числом хромосом 36.

T. transcaucasicum (Mand.) Pobed., произрастающий на высокогорных влажных лугах Кавказа, описан из Грузии. Для данного вида, который нами был собран в окрестностях с. Тапакянд Гукасянского района АрмССР, определено число 2n = 18.

T. tzvelevii Pobed. — сильно ветвистое растение с мелкими, многочисленными корзинками оказался тетраплоидом с соматическим числом хромосом 36.

К сожалению, примененная нами методика (длительное время предобработки для данного рода) вызывала слишком сильное укорачивание хромосом, и это не позволило провести детальный анализ кариотипа изученных видов. Однако предварительно можно отметить большую кариологическую однородность видов рода. В кариотипах всех изученных видов встречаются сходные по морфологии хромосомы, большинство из которых, по-видимому, являются субметацентрическими. В кариотипах диплоидов присутствуют две пары акроцентрических хромосом, с хорошо



Соматические хромосомы некоторых видов рода *Tripleurospermum* Sch. Bip.
1 — *T. transcaucasicum*, 2n=18; *2* — *T. disciforme*, 2n=18; *3* — *T. caucasicum*, 2n=36.

заметными спутниками. Спутничные хромосомы обнаружены и в метафазных пластинках тетраплоидных видов.

Хромосомы у видов рода *Tripleurospermum* довольно мелкие. Их размеры на наших препаратах колеблются от 1.5 до 4.5 мк. Самыми крупными хромосомами обладает *T. caucasicum* (2.5—4.5 мк), самые мелкие хромосомы у *T. disciforme* (1.5—3 мк).

Определение хромосомных чисел у семи видов трехреберника показало, что четыре из них являются диплоидами — *T. disciforme, T. parviflorum*, *T. sevanense* и *T. transcaucasicum* с 2n=18, а три вида — *T. caucasicum*, *T. tzvelevii* и *T. szowitzii* — тетраплоиды с соматическим числом хромосом 36. Следует отметить, что *T. parviflorum, T. sevanense, T. transcaucasicum*, *T. tzvelevii* и *T. szowitzii* ранее кариологически не исследовались.

Таким образом, наши исследования подтверждают известные в литературе данные об основном числе хромосом x=9, типичном для рода *Tripleurospermum* (Hüser, 1930; Hagerup, 1941; Löve, 1948, 1961; Vaarama, 1950; Rottgardt, 1956). Результаты нашего исследования числа хромосом у *T. disciforme* подтверждают ранее сделанное определение. В наших исследованиях высокогорный вид Кавказа — *T. caucasicum* яв-

ляется тетраплоидом с соматическим числом хромосом 36, в то время как ранее была обнаружена диплоидная раса этого вида.

Дальнейшие изучения морфологии хромосом рода *Tripleurospermum* и сравнение кариотипов, вероятно, помогут лучше разобраться в вопросах таксономии и эволюции этого рода.

ЛИТЕРАТУРА

Гриф В. Г. (1969). Род *Tripleurospermum* Sch. Bip. В кн.: Хромосомные числа цветковых растений. — Матвеева Т. С., А. Д. Тихонова. (1969). Род *Tripleurospermum*. В кн.: Хромосомные числа цветковых растений. — Тумаджанов И. И., Р. К. Беридзе. (1968). К кариогеографическому изучению представителей верхнеальпийской аднивальной флоры Большого Кавказа. Бот. ж., 53. 1 : 58—68. — Тумаджанов И. И., Р. К. Беридзе. (1970). Хромосомные числа некоторых высокогорных растений Кавказа. — Battaglia E. (1957a). A new 5-minuts fixation in chromosome analysis. Caryologia, 95(2) : 368—370. — Battaglia E. (1957б). A simplified Feulgen method using cold hydrolysis. Caryologia. 9(2) : 372—373. — Delay C. (1947). Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanerogames. Rev. Cytol. et Cytophysiol., 9(1—4) : 169—222. — Gadella T. W., E. Kliphuis. (1966). Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. II. K. Akad. Wetenskhap. Amsterdam. Proc., Ser. C, 69(5) : 541—556. — Hagerup O. (1941). Nordiske Kromosom. Tal. I. Bot. Tidsskr., 45 (4) : 385—394. — Harling G. (1965). Embryological studies in the *Compositae*. Part II. *Anthemideae—Chrysantheminae*. Acta Horti Berg., 16(1) : 1—56. — Hedberg I., O. Hedberg. (1964). Documented chromosom numbers of Swedish plants. Sv. Bot. Tidskr., 58(1) : 125—129. — Hüser W. (1930). Untersuchungen über die Anatomie und Wasserökologie einiger Ostseestrandpflanzen. Planta, 11(3) : 485—508. — Kay Q. O. N. (1964). Mayweeds. Proc. Bot. Soc. Brit. Is., 5(4) : 377. — Koul M. L. H. (1964). Cytology of some Composites. J. Sci. Res. Banaras Hindu Univ., 14(2) : 20—22. — Larsen (1965). IOPB, Chromosome number reports IV. — Ledebour C. (1833). Flora altaica, 4. — Löve A. (1954). Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. Vegetatio, 5—6 : 212—224. — Löve A., D. Löve. (1948). Chromosome numbers of Northern plant species. — Löve A., D. Löve. (1956). Cytotaxonomical conspectus of the Islandic flora. Acta Horti Gotoburg., 20(4) : 65—291. — Löve A., D. Löve. (1961). Chromosome numbers of central and northwest European plant species. Opera Bot. (Lund), 5 : 1—581. — Lövkvist B. (1962). Chromosome and differentiation studies in flowering plants of Skåne. South Sweden. Bot. Not., 115(3) : 261—287. — Mulligan G. A. (1959). Chromosome numbers of Canadian weeds. II. Canad. J. bot., 37(1) : 81—92. — Murin, Váchová. (1967). Index of chromosome numbers of Slovakian flora (Parti I). — Rottgardt K. (1956). Morphologische, cytologische und physiologische Untersuchungen von Ökotypen in Schleswig-Holstein. Beitr. Biol. Pflanzen, 32(2) : 225—278. — Sorsa V. (1962). Chromosomenzahlen Finnischer Kormophyten. Ann. Acad. Sci. Fenn. (Ser. A, Biol.), 58 : 1—14. — Tischler G. (1934). Die Bedeutungen der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. Bot. Jahrb., 67 : 1—36. — Tischler G. (1937). Die Halligenflora der Nordsee im Lichte cytologischer Forschung. Cytologia, Fujii-Jub. Vol. : 162—170. — Vaarama A. (1950). Cases of asyndesis in *Matricaria inodora* and *Hyoscyamus niger*. Hereditas, 36(3) : 342—362. — Vaarama A. (1953). Cytotaxonomic studies on northern *Tripleurospermum* forms. Proc. VIII Int. Bot. Congr. Stockholm (1950) : 278—279.

Ботанический институт
Академии наук Армянской ССР,
Ереван.

(Получено 3 VI 1971).

УДК 581.45 : 582.912.4 (-01)

Л. И. Джапаридзе

ВЛИЯНИЕ ВЫСОТНОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ НА ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ И СВОЙСТВА ЛИСТЬЕВ КАВКАЗСКОГО РОДОДЕНДРОНА *RHODODENDRON CAUCASICUM* PALL.

L. I. DZHAPARIDZE. EFFECT OF ALTITUDE ZONALITY ON THE AGE DISTRIBUTION AND PROPERTIES OF LEAVES IN *RHODODENDRON CAUCASICUM* PALL.

Одно из интереснейших растений Кавказа — *Rhododendron caucasicum* Pall. неизменно привлекает к себе внимание своими биологическими особенностями, неразгаданным происхождением и хозяйственным

значением. Уже не говоря о его роли в жизни высокогорных лугов и верхней опушки субальпийского леса, мы можем считать, что рододендрон представляет собою высокоценное дубильное растение (Коноваленко и Гинодман, 1932; Гулисашвили, 1943; Джапаридзе, 1943). Химические исследования показали заметные колебания в содержании дубильных веществ в его листьях, зависящие от сроков и места заготовки сырья (Джапаридзе и Чрелашвили, 1945а, б). Кроме того, содержание таннидов заметно колеблется в зависимости от соотношения количества листьев разного возраста, составляющих заготовленную партию (Джапаридзе, Чрелашвили, 1945б). Возник вопрос, в каком соотношении находятся листья на самом вегетирующем растении? Нами совместно с А. Н. Джавахишвили проведено исследование над рододендроном, произрастающим на северных склонах горы Цхрацкаро, около пос. Бакуриани (Триалетский хребет Малого Кавказа); верхняя граница распространения рододендрона проходит здесь на высоте 2650—2670 м над ур. м., нижняя — на высоте 2300—2350 м.

По нашим наблюдениям, у рододендрона кавказского следует различать ветви трех категорий: одни — цветоносные, другие — несущие только цветочные почки, которые разовьются в цветки на следующий год, третьи — несущие только листья и растущие в длину. Цветущие ветки не имеют листьев текущей вегетации и обслуживаются листьями старших возрастов. На ветках, где формируются цветочные почки, молодых листьев сравнительно немного. Напротив, на растущих побегах ежегодное развитие листьев происходит без перерывов, вызываемых цветением. В настоящем сообщении приведены данные о листьях именно таких растущих ветвей в пересчете на одну ветвь. Основные наблюдения проводились в 1944 и 1945 гг., во второй половине августа, когда рост ветвей уже прекращен.

ТАБЛИЦА 1

Количество листьев на одной ветви рододендрона

Высота местопроизрастания над ур. м. (в м)	Среднее общее число листьев	В том числе листья:			
		однолетние	двулетние	трехлетние	четырехлетние
2660	21.7	8.5	6.5	5.8	0.9
2580	28.5	10.6	9.6	7.4	0.6
2350	41.8	14.0	11.4	12.0	4.4
1700	19.0	8.5	6.5	3.0	1.0

Примечание. Последняя строчка относится к растениям, произрастающим в культуре, в Бакурианском ботаническом саду.

Наблюдения показали, что наибольшее количество листьев развивается у экземпляров, растущих у нижней высотной границы распространения рододендрона (табл. 1). Отчетливо выявляется также, что на нижней границе листья значительно долговечнее и четырехлетнего возраста достигает около 10% от их общего числа, против 2 и 4% на вышерасположенных местах. Если сопоставлять листья по их живому и сухому весам, можно видеть, что каждый отдельный лист с нижней границы ареала является более крупным, более развитым. Здесь большая облиственность растений сочетается с более высоким жизненным тонусом листьев. Возрастные изменения в состоянии листьев протекают различно в зависимости от высоты местопроизрастания: стремительное падение живого веса листьев в крайних условиях существования показывает неблагополучие в их состоянии; из других характеристик наиболее показателен сухой вес (см. табл. 2).

В то время как на верхней границе высотного распространения рододендрона водосодержание листьев в течение их четырехлетнего существования уменьшается на три четверти, на нижней границе (2350 м)

в листе сохраняется 75% воды. Особенности изменений других показателей тоже говорят за то, что у верхнего предела распространения рододендрон обнаруживает явные признаки угнетения. Напротив, у нижней границы он развит наиболее пышно, листва его наиболее долговечна и физиологически деятельна. Очевидно, что современная нижняя граница распространения рододендрона не представляет собою естественный предел и рододендрон может произрастать также и ниже этой границы.

Исследования кавказских ботаников показывают, что рододендрон действительно проявляет тенденцию к смещению своего ареала. Раньше, когда климат в горах Кавказа был менее континентальным, рододендроновые заросли располагались выше, в настоящее же время у верхней границы он отступает, нередко оставляя зоны отмерших кустов (Буш Н. А., 1963; Буш Н. А. и Е. А., 1936, 1937). Впоследствии здесь происходит олуговение освободившихся из-под рододендрона пространств (Буш Н. А., 1935; Буш Е. А., 1940; Ярошенко, 1946). Конечно, в зависимости от ситуации, характер отступания рододендрона и процесс олуговения в отдельных случаях может быть различным (Буш Н. А., 1935, 1936; Кецховели, 1935).

Вместе с тем у нижней границы рододендрон определенно ведет себя агрессивно и наступает на нижерасположенный пояс. Под этим нажимом происходит даже снижение верхней опушки леса: заросли рододендрона препятствуют возобновлению леса и, оттесняя, сдвигают его вниз по склонам гор (на что указывают те же авторы). Как замечено, такое надвигание зарослей рододендрона на субальпийское редколесье представляет общее явление во всем Кавказе. Динамика зарослей рододендрона и процесс его современного смещения не раз являлись предметом специальных наблюдений (Буш Н. А. и Е. А., 1936, 1937 и др.; Тумаджанов, 1938; Ярошенко, 1946; Абрамов, 1954; Кикава, 1967).

ТАБЛИЦА 2

Содержание воды в листе (% от абс.-сух. веса), активность каталазы (мл/5 мин/1 г) и сухой вес одного листа рододендрона

Высота местопроизрастания над ур. м. (в м)	Однолетние листья			Двулетние			Трехлетние			Четырехлетние		
	влажность	каталаза	вес	влажность	каталаза	вес	влажность	каталаза	вес	влажность	каталаза	вес
2660	380	90	0.14	140	67	0.34	130	11	0.30	88	—	0.2
2550	320	80	0.18	120	70	0.41	110	10	0.37	83	—	0.25
2350	170	46	0.35	140	75	0.48	135	48	0.45	130	17	0.35
1700	150	37	0.27	150	44	0.34	120	21	0.10	—	—	—

Как далеко могло бы осуществляться это наступление рододендрона, если исходить только из тех возможностей, которые он несет в себе, независимо от вмешательства человека и вообще от тех сдвигов, которые происходят во внешней среде и способствуют этому процессу? Приблизительное суждение по этому вопросу дает наблюдение над насаждениями рододендрона в бакурианском ботаническом саду на высоте 1700 м над ур. м. Эти искусственные насаждения были осуществлены А. Н. Джавахишвили в основном в 1939 г., причем для посадки были взяты кусты с высоты 2500—2600 м. Некоторые показатели состояния листьев этих растений даны в последних строчках табл. 1 и 2. Заметим, что веса живых листьев одно- и двулетнего возраста тоже очень сходны. Долговечность также сокращена, и в августе с трудом можно найти листья четырехлетнего возраста, а в октябре частично опадают и трехлетние листья. Сравнение этих листьев с листьями, взятыми с высоты 2350 м, дает особенно показательное различие. Несомненно, что в данной местности высота 1700 м над ур. м. уже очень близка к возможному естественному нижнему пределу произрастания рододендрона при суще-

ствующих условиях. Нет повода говорить об «угасании во времени рододендронников» (см. Ярошенко, 1946 : 21), напротив, Абрамов (1954 : 2) считает, что рододендрон «процветает» в горах Кавказа.

Обращает на себя внимание характер старения листьев и их старческого сокращения в размерах. В наиболее оптимальных условиях существования любого вида растений возрастные изменения листьев представлены параметрами, характерными для этого вида (Джапаридзе, 1968). Ухудшение условий обитания тотчас отражается на свойствах листьев, на их массе и размерах, что является самым наглядным показателем самочувствия растения в различных условиях обитания и культуры (Джапаридзе и др., 1969). Листья кавказского рододендрона своего полного размера достигают на второй год, после чего начинается постепенное угасание их функций, уменьшение веса и размеров листовой пластинки. В неблагоприятных условиях, на верхней границе и внизу, в ботаническом саду, эти старческие процессы выражены резче, протекают более стремительно и листья дряхлеют преждевременно.

Наши наблюдения позволяют сформулировать следующие положения.

1. Высота местопроизрастания кавказского рододендрона отражается на особенностях листьев его растущих ветвей. На верхней границе (2660 м, Бакуриани) облиственность кустов небольшая, листья слабо развиты, быстро стареют и недолговечны. Напротив, на современной естественной нижней границе, где облиственность кустов наиболее высокая, листья достигают наибольшего развития, они более долговечны, причем период усиленной их жизнедеятельности наиболее продолжителен.

2. Современная нижняя граница распространения зарослей рододендрона (2300—2350 м) не может считаться конечным пределом. Рододендрон обладает высокой конкурентной способностью и имеет все данные для активного расселения еще ниже. Происходит надвигание его зарослей на верхнюю опушку леса; изменения в окружающей среде способствуют этому наступлению и ускоряют его.

3. На высоте 1700 м, куда рододендрон был искусственно пересажен, проявляются черты угнетения растений, сходные с теми, которые свойственны ему на верхнем пределе распространения, — малочисленные и мелкие листья с сокращенной продолжительностью существования и с пониженной жизнедеятельностью. По-видимому, эта высота уже близка к возможному естественному нижнему пределу произрастания рододендрона.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов И. И. (1954). Рододендроновые верещатники высокогорий Юго-Осетии. Уч. зап. ЛГУ, № 166. — Буш Н. А. (1931). К истории растительности Балкарии (в Центральном Кавказе). Тр. Бот. муз. АН СССР, XXIII. — Буш Н. А. (1935). Ботанико-географический очерк Кавказа. — Буш Н. А. (1936). Ботанико-географический очерк Европейской части СССР и Кавказа. — Буш Н. А. и Е. А. (1936). Растительный покров Восточной Юго-Осетии и его динамика. Произв. силы Юго-Осетии, V. — Буш Н. А. и Е. А. (1937). К динамике зарослей кавказского рододендрона. Бот. ж. СССР, 22, 6. — Буш Е. А. (1940). О результатах научных работ Юго-осетинского горно-лугового стационара БИН АН СССР. Сов. бот., 2. — Гулисашвили В. З. (1943). Дубильные растения Грузии. Тезисы 4-й сессии Отд. Сельхознаук, АН ГССР. — Джапаридзе Л. И. (1943). Химическая характеристика некоторых дубильных растений Грузии. Тезисы 4-й сессии Отд. сельхознаук АН ГССР. — Джапаридзе Л. И. (1968). Возрастное сокращение листовой пластинки. Сообщ. АН ГССР, 12, 1. — Джапаридзе Л. И. и М. Н. Чрелашвили. (1945а). Рододендрон кавказский как дубильное растение. Сообщ. АН ГССР, VI, 2. — Джапаридзе Л. И. и М. Н. Чрелашвили. (1945б). Потери таннидов при заготовке рододендронового листа. Сообщ. АН ГССР. VI, 3. — Джапаридзе Л. И., Э. Г. Микеладзе и М. Г. Нодия. (1969). Возрастные изменения размеров листовой пластинки. Тезисы научн. сессии Института ботаники АН ГССР, секция физиологии растений. — Кецховели Н. Н. (1935). Основные типы растительности Грузии. — Кикава Г. С. (1967). Некоторые особенности цветения *Rhododendron caucasicum* Pall. Научн. конфер. молодых научн. работн. Инст. ботаники АН ГССР, 5. — Коноваленко П. С. и Г. М. Гинодман. (1932). Лист рододендрона как дубильное сырье. Дубильные материалы СССР, 2. —

Тумаджанов И. И. (1938). Леса горной Тушетии. Тр. Тбилисск. бот. инст., 5. — Ярошенко П. Д. (1946). О взаимоотношениях лугов и некоторых других фитоценозов в высокогорьях Кавказа. ИАН АрмССР, естеств. науки, 1.

Бакурианский высокогорный
ботанический сад
Академии наук Грузинской ССР.

(Получено 22 VI 1971).

УДК 576.312.37 : 582.4 (22 : 571.651)

П. Г. Жукова и В. В. Петровский

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ. II

С 1 рисунком

P. G. ZHUKOVA AND V. V. PETROVSKY. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME FLOWERING PLANTS OF THE WRANGEL ISLAND. II

Дополнительно исследованы хромосомные числа у 97 видов растений о. Врангеля. В процессе изучения для ряда видов выявлены новые хромосомные числа. Проведены серии определений хромосомных чисел для некоторых критических таксонов, в том числе для *Calamagrostis holmii*, *Deschampsia borealis*, *Festuca brachyphylla*, *Stellaria longipes* s. l., *Potentilla nivea* s. l., *P. uniflora* s. l. Для 12 видов сделаны зарисовки метафазных пластинок.

В течение летнего сезона 1970 г. авторам удалось собрать дополнительный материал по кариологии многих видов растений о. Врангеля. Большое внимание было уделено сбору материалов по критическим таксонам и группам. К числу таковых на острове относятся *Calamagrostis holmii, Festuca brachyphylla, F. rubra, Salix glauca, Stellaria longipes* s. l., *Melandrium affine, Potentilla nivea, P. uniflora,* целый ряд представителей родов *Deschampsia, Papaver, Draba, Salix* и др. В настоящем сообщении лишь частично и в самой общей форме обсуждаются результаты изучения отдельных критических таксонов, поскольку имеется в виду дальнейшая проработка этих групп с привлечением материалов, полученных в других районах СССР.

Основная масса образцов собиралась и фиксировалась в нескольких пунктах острова: в окрестностях пос. Ушаковского (бухта Роджерс); у пос. Звездный (бухта Сомнительная); в среднем течении рр. Гусиной и Неожиданной (западная часть острова); в среднем течении р. Мамонтовой, в верховьях рр. Неизвестной и Хищников (центральная часть острова). Небольшое количество фиксаций было сделано на мысе Блоссом, у оз. Комсомол, у лагуны Дремхед, в бухте Драги и на горе Тундровой. В нескольких случаях фиксировались проростки семян, взятых из гербарных образцов.

Корни фиксировались жидкостью Навашина, препараты окрашивались железным гематоксилином Гайденгайна.

Образцы растений хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, постоянные препараты — в Лаборатории Крайнего Севера БИН.

Несмотря на то что данное сообщение является в некотором роде продолжением предыдущей нашей публикации (Жукова и Петровский, 1971), мы сочли возможным несколько изменить форму изложения. Все полученные данные о хромосомных числах помещены в таблице. В конце таблицы в порядке исключения приводится хромосомное число *Selaginella sibirica*, не относящейся, как известно, к цветковым растениям.

Как уже упоминалось выше, у целого ряда таксонов в связи с большим внутривидовым полиморфизмом были проведены серии определений хромосомных чисел. В большинстве случаев не было выявлено корреляции хромосомных чисел с определенными морфологическими при-

знаками. Так, например, растения *Festuca brachyphylla*, заметно различающиеся по одному или нескольким признакам (размер колосков, опушение чешуй, характер листьев и др.), во всех случаях имеют 2n=42.

Несмотря на то что среди растений, относимых нами к широко трактуемому виду *Calamagrostis holmii*, выявились две хромосомные расы, разделение этих рас по морфологическим признакам оказалось практически невозможным. Из пяти исследованных образцов только один (№ 70-301) представляет собою типичную форму вида, это 28-хромосомное растение имеет мелкие (2.5 мм дл.) колоски с нормально развитыми пыльниками. Другой 28-хромосомный образец (№ 70-304), собранный в прибрежной полосе на мысе Блоссом, с колосками 4.0—4.5 мм дл. и стерильными пыльниками по многим признакам напоминает *C. kolymaensis* Kom. 42-хромосомные растения (№№ 70-130, 70-131 и 70-140), как и предыдущий образец, имеют сравнительно крупные (4.0—4.5 мм дл.) колоски и стерильные (часто даже недоразвитые) пыльники, но в остальном они более напоминают типичную форму, нежели образец № 70-304. По всему комплексу признаков 42-хромосомные растения очень схожи с гренландским *C. groenlandica* (Schrank) Kunth, экземпляры которого имеются в гербарии БИН. Сходная ситуация имеет место у исследованных растений *Deschampsia borealis*. Среди образцов впервые наблюдаемой у нас 42-хромосомной расы вида многие экземпляры обнаруживают большее морфологическое сходство с 52-хромосомными растениями, нежели с 42-хромосомными.

2n=42 определено у *Poa jordalii*, вида, очень сходного с *P. abbreviata* R. Br. (и тоже имеющего 2n=42). В этой связи хочется отметить, что отождествление некоторыми авторами *P. jordalii* с *P. pseudoabbreviata* Roshev., по-видимому, основано на недоразумении. В частности, Хультен (Hultén, 1968), поместив в своей работе изображение *P. jordalii* под названием *P. pseudoabbreviata*, приводит первое наименование в качестве сомнительного синонима *P. pseudoabbreviata*. В той же работе, страницей ранее, под названием *P. brachyanthera* Hult. дается изображение настоящего *P. pseudoabbreviata*. В свое время было установлено (Цвелев, 1964), что оба эти наименования относятся к одному таксону, который по правилам номенклатуры должен называться *P. pseudoabbreviata*. У *P. pseudoabbreviata* установлено 2n=14 (Жукова, 1965, 1967), что также указывает на невозможность отождествления этого вида с *P. jordalii*. Большое внешнее сходство последнего вида с *P. abbreviata* и их одинаковые хромосомные числа скорее могли бы служить основанием для объединения этих двух таксонов под приоритетным названием *P. abbreviata*, что, возможно, и будет сделано специалистами-монографами. Впрочем, для *P. abbreviata* приводятся и другие хромосомные числа, и этот факт может быть истолкован отнюдь не в пользу объединения рассматриваемых видов.

Определено хромосомное число (2n=63) для впервые найденного в пределах СССР *P. hartzii*. Для гренландских растений этого вида известно 2n=63—70 (Holmen, 1952) и 2n=70 (Jørgensen и др., 1958). Нам удалось подсчитать в нескольких метафазных пластинках по 63 хромосомы (см. рисунок).

Неизвестное ранее хромосомное число (2n=63) обнаружено у растения *Arctophila fulva*. К сожалению, образец не имеет генеративных органов. Очень вероятно, что в данном случае мы имеем дело с апомиктической расой вида.

Новое хромосомное число выявлено у островной популяции *Festuca rubra* s. l.: образец № 70-170 имеет 2n=63. Это растение, собранное на аллювии ручья, отличается от 42-хромосомных образцов гораздо более интенсивным опушением нижних цветковых чешуй, и при более узкой трактовке может быть отнесено к *F. cryophila* Krecz. et Bobr. Растения подобного типа, исследованные нами ранее (Жукова и Петровский, 1971), имели 2n=56. Таким образом, установлено, что разновидность

Числа хромосом у исследованных видов цветковых растений о. Врангеля

Вид	2n	Место сбора и номер образца
Calamagrostis holmii Lge.	28	б. Сомнительная, 70-301
	28	м. Блоссом, 70-304
	42	р. Неожиданная, 70-130
	42	Там же, 70-131
	42	Там же, 70-140
C. purpurascens R. Br.	42	р. Хищников, 70-303
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	42	р. Гусиная, 70-71
	42	Там же, 70-187
	42	б. Роджерс, 70-190
	42	Там же, 70-191
	52	р. Неожиданная, 70-135
Trisetum spicatum (L.) Richt.	28	р. Гусиная, 70-162
Poa arctica R. Br.	56	р. Неожиданная, 70-147
*P. *hartzii* Gand.	63	р. Гусиная, 70-185
*P. *jordalii* A. E. Porsild	42	Там же, 70-101
P. malacantha Kom.	70	р. Неожиданная, 70-152
*Arctophila *fulva* (Trin.) Anderss.	63	Там же, 70-142
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	28	Там же, 70-121
Puccinellia angustata (R. Br.) Rand. et Redf.	42	р. Гусиная, 70-186
	42	р. Мамонтовая, 70-218
P. tenella (Lge) Holmb.	14	б. Роджерс, 70-192
	14	Там же, 70-194
Festuca auriculata Drob.	14	р. Гусиная, 70-110
	14	б. Сомнительная, 70-302
F. brachyphylla Schult.	42	р. Гусиная, 70-70
	42	Там же, 70-177
	42	б. Роджерс, 70-33
	42	Там же, 70-195
	42	Там же, 70-196
	42	Там же, 70-197
	42	б. Сомнительная, 70-202
F. hyperborea Holmen	28	б. Роджерс, 70-198
*F. *kolymensis* Drob.	14	р. Мамонтовая, 70-225
F. rubra L. s. l.	42	р. Мамонтовая, 70-229
	42	Там же, 70-230
	63	р. Гусиная, 70-170
Zerna pumpelliana (Scribn.) Tzvel.	56	р. Мамонтовая, 70-210
	56	б. Сомнительная, 70-301б
*Eriophorum *medium* Anderss.	58	б. Роджерс, 70-243
	58	г. Дремхед, 70-52
	58	р. Неожиданная, 70-143
E. russeolum Fries	58	Там же, 70-157
Kobresia bellardii (All.) Degl.	58	р. Гусиная, 70-105
Carex amblyorhyncha V. Krecz.	58	Там же, 70-73
C. hepburnii Boott	70	Там же, 70-89
C. lugens Holm	≈80	б. Роджерс, 70-27
C. podocarpa R. Br.	70	р. Мамонтовая, 70-223
C. saxatilis L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela	80	р. Гусиная, 70-72
Salix glauca L.	114	б. Роджерс, 70-40
	114	б. Сомнительная, 70-201
S. lanata L. ssp. *richardsonii* (Hook.) A. Skv.	38	р. Гусиная, 70-74
S. polaris Wahlenbg.	114	г. Дремхед, 70-54
	114	б. Роджерс, 70-14
	114	Там же, 70-250
S. reptans Rupr.	38	р. Неожиданная, 70-132
	38	р. Мамонтовая, 70-207
	38	р. Гусиная, 70-87
Salix sp. (aff. *S. glacialis* Anderss.)	>90	Там же, 70-188
Oxyria digyna (L.) Hill.	14	б. Роджерс, 70-30
**Rumex graminifolius* Lamb. var. *subspatulata* (Trautv.) Tolm.	21♂	р. Мамонтовая, 70-204
Polygonum bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky	≈48	р. Неожиданная, 70-137
P. viviparum L.	≈80	р. Гусиная, 70-171
Stellaria ciliatosepala Trautv.	78	б. Роджерс, 70-199
	91	Там же, 70-249
	91	р. Неожиданная, 70-115

Продолжение

Вид	2n	Место сбора и номер образца
S. edwardsii R. Br.	104	р. Гусиная, 70-102
	103	р. Неожиданная, 70-125
	104	Там же, 70-133
S. humifusa Rottb.	26	б. Роджерс, 70-193
S. laeta Richards.	102	р. Неожиданная, 70-126
	103	Там же, 70-129
S. monantha Hult.	94	б. Роджерс, 70-36
S. pedunculoris Bunge	78	р. Мамонтовая, 70-209
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. var. *grandiflorum* (Fenzl) Hult.	ок. 70	р. Гусиная, 70-103
C. jenisejense Hult.	72	р. Мамонтовая, 70-206
Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf.	46	б. Роджерс, 70-22
M. rossii (R. Br.) Graebn. ssp. *rossii*	58	р. Гусиная, 70-68
Silene repens Patr.	24	р. Гусиная, 70-108
Melandrium affine J. Vahl	48	б. Сомнительная, С-70-04
	48	б. Роджерс, С-70-989
M. triflorum (R. Br.) J. Vahl	72	б. Сомнительная, СГ-70-03
Lychnis sibirica L. ssp. *villosula* (Trautv.) Tolm.	24	р. Мамонтовая, С-70-990
Caltha arctica R. Br.	32	б. Роджерс, 70-17
C. caespitosa N. Schipcz.	52	р. Мамонтовая, 70-231
	56	г. Дремхед, 70-53
Pulsatilla multifida (Pritz.) Juz.	16	р. Гусиная, 70-106
Ranunculus affinis R. Br.	32	Там же, 70-99
R. nivalis L.	48	б. Роджерс, 70-34
R. spitsbergensis Hadač	24	Там же, 70-244
Papaver radicatum Rottb.	56	Там же, 70-39
P. gorodkovii Tolm. et Petrovsky	42	р. Гусиная, 70-59
Braya sp. (aff. *B. purpurascens* R. Br.)	28	р. Мамонтовая, СГ-70-84
	28	р. Гусиная, 70-181
	28	р. Хищников, С-70-1035
Cardamine digitata Richards.	28	р. Гусиная, 70-66
	28	р. Роджерс, 70-31
	42	р. Мамонтовая, 70-213
C. purpurea Cham. et Schlecht.	96	б. Драги, 70-300
Arabis petraea Ledeb. ssp. *septentrionalis* (N. Busch) Tolm.	16	р. Мамонтовая, 70-205
	16	р. Неизвестная, С-70-988
Parrya nudicaulis (L.) Regel	14	б. Роджерс, 70-10
	28	р. Мамонтовая, С-65-342
Draba barbata Pohle	>100	г. Тундровая, 65-160
D. juvenilis Kom.	48	р. Хищников, СГ-70-76
	64	Там же, СГ-70-70
D. palanderiana Kjellman	64	б. Сомнительная, СГ-70-67
Saxifraga bronchialis L. ssp. *funstonii* (Small) Hult.	>100	р. Мамонтовая, 70-232
	>100	б. Роджерс, 70-23
	108	Там же, 70-248
S. caespitosa L. ssp. *monticola* (Small) A. E. Porsild	≈48	р. Неожиданная, 70-156
S. cernua L.	52	Там же, 70-149
	70	б. Роджерс, 70-29
S. hyperborea R. Br.	26	р. Неожиданная, 70-144
	26	Там же, 70-145
S. oppositifolia L.	≈48	р. Гусиная, 70-169
S. punctata L. ssp. *nelsoniana* (D. Don) Hult.	80	б. Роджерс, 70-15
Potentilla emarginata Pursh	28	Там же, 70-25
	28	р. Гусиная, 70-85
P. hookeriana Lehm.	49	р. Мамонтовая, 70-208
P. nivea L.	28	р. Гусиная, 70-163
P. nivea L. ssp. *fallax* A. E. Porsild	28	Там же, 70-160
	28	Там же, 70-161
P. uniflora Ledeb. s. l.	28	б. Роджерс, 70-35
	28	р. Гусиная, 70-189
P. vahliana Lehm.	28	Там же, 70-45
	28	Там же, 70-159
	28	Там же, 70-178
Oxytropis jordalii A. E. Porsild	96	б. Сомнительная, СГ-70-998
O. tschuktschorum Jurtz.	32	б. Роджерс, 70-04

Продолжение

Вид	2n	Место сбора и номер образца
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk.	22	р. Гусиная, 70-111
	22	р. Мамонтовая, 70-222
Androsace ochotensis Willd.	40	б. Роджерс, 70-13
A. septentrionalis L.	20	б. Сомнительная, С-70-993
	20	р. Мамонтовая, С-70-994
Valeriana capitata Pall.	60, 90	б. Роджерс, 70-08
	60, 120	Там же, 70-41
	60	р. Гусиная, 70-54
	60	Там же, 70-60
Aster alpinus L.	18	Там же, 70-97
	18	Там же, 70-109
Erigeron compositus Pursh	54	Там же, 70-158
	54	р. Мамонтовая, С-70-1005
Tripleurospermum phaeocephalum (Rupr.) Pobed.	18	оз. Комсомол, 70-55
Nardosmia glacialis Ledeb.	56	р. Неожиданная, 70-134
Arnica iljinii (Maguire) Iljin	56	р. Гусиная, 70-107
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	48	б. Роджерс, 70-05
	48	р. Гусиная, 70-98
S. congestus (R. Br.) DC.	48	Там же, 70-91
S. frigidus (Richards.) Less.	48	Там же, 70-44
S. resedifolius Less. s. l.	138	г. Тундровая, С-70-995
Taraxacum arcticum Dahlst.	40	р. Неожиданная, 70-117
T. chamissonis Greene	32	р. Хищников, 69-68
T. phymatocarpum J. Vahl	24, 32	р. Гусиная, 70-179
Selaginella sibirica (Milde) Hieron	18	б. Роджерс, 70-24

F. rubra с сильно развитым опушением в условиях острова имеет два хромосомных числа: 2n=56 и 2n=63. Аналогичная ситуация приводится Лёве для таксона, по-видимому, тождественного обсуждаемому и известному под названием *F. rubra* ssp. *richardsonii* (Hook.) Hult. (Löve a. Löve, 1966). Нам уже приходилось писать о том, что признак интенсивности опушения не является специфическим для какой-либо определенной хромосомной расы *F. rubra* и что весьма сходные растения отмечаются среди гексаплоидов и октоплоидов (Жукова и Петровский, 1971). Тем не менее не исключена такая ситуация, что в отдельных частях ареала *F. rubra* растения с разными хромосомными числами могут иметь хорошо выраженные морфологические отличия. В частности, на о. Врангеля гексаплоидные растения *F. rubra*, как правило, вполне отличимы от остальных благодаря слабо развитому опушению.

Впервые определено хромосомное число у *Eriophorum medium* (2n=58).

2n=114 найдено дважды у *Salix glauca*. Образец № 70-40 очень напоминает расу, известную под названием *S. glauca* ssp. *callicarpaea* (Trautv.) Böcher, а растение № 70-201 с полным основанием может быть отнесено к ssp. *acutifolia* (Hook.) Hult. Обе упомянутые расы в условиях острова являются экологически замещающими: первая обычна и массова на открытых пространствах щебнистых склонов нагорных, речных и приморских террас, тогда как вторая характерна для защищенных местообитаний, хорошо заснеженных в зимнее время.

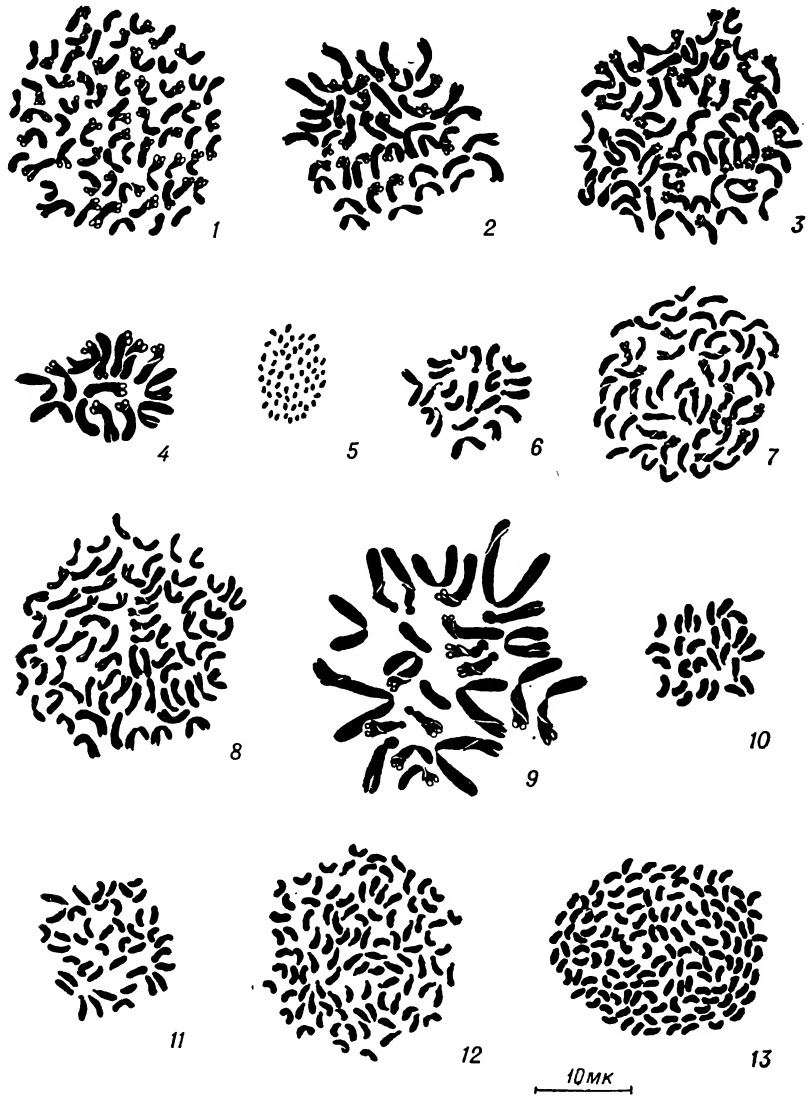
Новыми определениями подтверждается тот факт, что островная популяция *Salix polaris* имеет 2n=114.

Были проведены повторные определения хромосомного числа у *Salix reptans* — вида весьма полиморфного в условиях острова. У всех трех образцов, очень несходных по целому ряду признаков, 2n=38.

Более 90 хромосом насчитывается у образца ивы № 70-188, пока не идентифицированного нами. Растение по облику более всего напоминает *S. glacialis* Anderss., отличаясь, однако, от последней ромбовидной фор-

мой листьев, отсутствием укореняющихся побегов и более слабым опушением листьев и плодов.

Разные числа хромосом подсчитаны у *Stellaria ciliatosepala* (2n=78 и 2n=91). На песчано-галечниковом аллювии р. Неожиданной нами была собрана серия растений, из которых два были определены как *S. edwardsii*, а два других — как *S. laeta*. У образцов первого вида выявлено 2n=103 и 2n=104, у второго вида соответственно 2n=102 и 2n=103. Естественно предположить, что в обоих случаях мы имеем дело с растениями, принадлежащими к 104-хромосомным расам, известным у названных видов. В связи с наличием одинаковых хромосомных чисел у видов *Stellaria*, нередко объединяемых в рамках широко трактуемого таксона *S. longipes* Goldie, следует отметить непостоянство таких диагностических признаков, как опушение чашелистиков и характер прицветных листьев. Нередки случаи, когда на одном и том же растении на разных



Метафазные пластинки изучавшихся видов цветковых растений о. Врангеля.

1 — *Poa hartzii*, 2n=63; *2* — *Poa jordalii*, 2n=42; *3* — *Arctophila fulva*, 2n=63; *4* — *Festuca kolymensis*, 2n=14; *5* — *Eriophorum medium*, 2n=58; *6* — *Rumex graminifolius*, 2n=21; *7* — *Minuartia rossii*, 2n=58; *8* — *Melandrium triflorum* 2n=72; *9* — *Ranunculus spitsbergensis*, 2n=24; *10* — *Cardamine digitata*, 2n=28; *11* — *Cardamine digitata*, 2n=42; *12* — *Cardamine purpurea*, 2n=96; *13* — *Senecio resedifolius* s. l., 2n=138.

побегах отмечаются цветки с ресничками на чашелистиках и без ресничек, прицветные листья бывают пленчатые (или с пленчатыми краями) и нормальные, как и все остальные стеблевые листья. При наличии вегетативного размножения (весьма обычного у видов этого комплекса) такие признаки могут раздельно сохраняться в потомстве подобных растений. В такой ситуации вполне возможно, что растения одной генетически единой популяции могут быть отнесены к разным видовым таксонам. В то же время в пределах подобных таксонов, разделяемых на основе столь непостоянных признаков, могут обнаруживаться разные хромосомные расы. Наряду с субъективными причинами, иногда создающими иллюзию дифференциации кариологических рас внутри отдельных таксонов, разумеется, существуют объективные процессы внутривидовой дифференциации, не являющиеся в данном случае предметом детального обсуждения.

28 хромосом подсчитано у серии растений, предварительно определенных нами как *Braya* cf. *purpurascens* R. Br. От 56-хромосомных растений *B. purpurascens*, собранных на острове (ср. Жукова, 1966; Жукова и Петровский, 1971), образец № 70-181 отличается значительно более широкой и относительно более короткой пластинкой листа, более широкими и интенсивнее опушенными плодами и в большинстве случаев от основания изогнутыми приподнимающимися цветоносами. От *B. thorild-wulffii*, имеющей 2n = 28, этот образец отличается главным образом длинными (около 1 мм и более) столбиками, хотя у части плодов столбики более короткие, а у нижних стручков столбики часто почти не выражены. Некоторые растения по облику сильно напоминают *B. thorild-wulffii*, но весь исследуемый материал не может быть безоговорочно отождествлен с этим таксоном, тем более что следующие изученные образцы вместе с обсуждавшимся № 70-181 обнаруживают широкий диапазон изменчивости 28-хромосомной популяции. Возможно, в первом случае мы имеем дело с особой расой *B. thorild-wulffii*, но, не имея представления о вариабельности этого вида, мы пока склонны сближать эту расу с широко распространенной на острове *B. purpurascens*. Что касается образца № СГ-70-84, то он вполне сравним с растениями *B. purpurascens* из низовий р. Таймыры и окрестностей Таймырского озера. хранящимися в гербарии БИН (Ad fl. Taimyr, 7 VIII 1843, Middendorff, № 4104; низовья р. Яму-Неры, 14 VIII 1928, А. И. Толмачев, № 782). Первый образец определен Траутфеттером как *B. purpurascens* var. *longisiliquosa* Trautv. (ср. Trautvetter, 1847). Кроме того, на обоих образцах имеются определения Э. Хультена, датированные 1964 г.: *B. purpurascens* (R. Br.) Bunge ssp. *pilosa* (Hook.) Hult. Не исключено, что изученный нами образец № СГ-70-84 представляет собой островную форму *B. pilosa* Hook. Отсутствие материала для сравнения из арктической Америки не позволяет сколько-нибудь определенно связывать наши растения с представлением о *B. pilosa*. Образец № С-70-1035 по интенсивности опушения цветоносов и плодов, а также по длине столбиков более соответствует описаниям, приводимым для *B. pilosa*, нежели диагнозу *B. purpurascens*. Высокий полиморфизм комплекса *B. purpurascens* и отсутствие четких морфологических границ с близкородственными таксонами дает нам основание в предварительном порядке отнести все исследованные 28-хромосомные растения к *B. purpurascens*. Требуются более тщательные исследования для выяснения кариологической ситуации в этой таксономической группе.

Два хромосомных числа установлены у местной популяции *Cardamine digitata*. 28-хромосомные растения по своему облику соответствуют представлению о типичной форме вида. 42-хромосомная раса представлена растениями более крупными, по размерам всех вегетативных органов в 1.5—2 раза превосходящими 28-хромосомные экземпляры и, как правило, заметно отличающимися также шириной и формой листочков базальных листьев: эти растения имеют более широкие продолговато (или овально)-ланцетные листочки обычно с притупленной или быстро

суживающейся верхушкой. К 42-хромосомной расе *C. digitata* мы относим ныне и образцы, определявшиеся нами ранее как *C. hyperborea* O. E. Schulz var. *oxyphylla* (Andrz.) O. E. Schulz (Жукова, 1966) ввиду синонимии этих двух наименований. Правда, эти последние образцы по размерам не отличаются от 28-хромосомных, но форма листочков у них характерна для 42-хромосомных растений *C. digitata*.

Два числа (2n=48 и 2n=64) одновременно установлено у *Draba juvenilis* — у идентичных экземпляров одной и той же микропопуляции.

Все три исследованных нами растения *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, по-видимому, принадлежат к 112-хромосомной расе. Во всяком случае внешне они ничем не отличаются от 112-хромосомного растения, исследованного нами ранее (Жукова и Петровский, 1971).

Подтвердилось наше предположение, что островная популяция *S. punctata* ssp. *nelsoniana* относится к 80-хромосомной расе, как и многие чукотские растения этого подвида (Жукова и Петровский, 1971).

Хромосомное число 2n≈48 установлено у растений, относимых нами к *S. caespitosa* ssp. *monticola* (Small) A. E. Porsild. У типической расы вида — ssp. *caespitosa* неоднократно определялось число 2n=80. Точное определение числа хромосом у ssp. *monticola* позволит более обоснованно установить таксономический ранг этой расы, которая уже визуально в природе хорошо отличима от *S. caespitosa* s. str. Имеется много аргументов за признание этого таксона в ранге вида, как это в свое время уже сделал Смолл (Small, 1905). Несмотря на то что типическая раса *S. caespitosa* и раса, именуемая ssp. *monticola*, на острове нередко растут рядом, нам ни разу не удалось наблюдать растений промежуточного типа. Замечены и экологические различия: ssp. *monticola* тяготеет к более теплым, сухим и дренированным местообитаниям — как правило, встречается на склонах южной экспозиции, обычно на скалах-останцах, на щебнистых осыпях, среди каменных россыпей; типическая же форма характерна для более увлажняемых и слабее прогреваемых мест — в нижних частях и у подножий северных склонов, на влажных аллювиях, на участках солифлюкции и т. п.

28-хромосомная раса обнаружена у *Potentilla emarginata*; прежде у растений этого вида на острове дважды было установлено 2n=42 (Жукова, 1966). В разных районах Чукотки нами также отмечены 28- и 42-хромосомные экземпляры *P. emarginata*. Среди 28-хромосомных растений как на острове, так и на материковой Чукотке заметно выделяется нивальная разновидность, характеризующаяся мелкими размерами, слабым опушением и овально-эллиптическими листочками с округлыми зубцами. Эта разновидность имеет несомненное сходство с *P. gelida* C. A. Mey. До недавнего времени у последнего вида было известно только одно хромосомное число 2n=42, но в 1965—1966 гг. Месичек и Сояк (Měsíček a. Sojak, 1969) обнаружили в Монголии 28-хромосомные растения *P. gelida*. Трудно судить, насколько монгольские растения близки к типичной кавказской форме, и лишь дальнейшие исследования могут прояснить внутривидовую кариосистематическую ситуацию у *P. gelida*.

Новое число (2n=49) определилось у *P. hookeriana*. Такой же хромосомный набор найден у образца № 67-126К, собранного на Чукотке, в окрестностях пос. Апапельхино. Ранее для этого вида было известно только 2n=42, в том числе и для растений с о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1971). На Чукотке число 2n=42 у *P. hookeriana* было определено нами дважды (о. Айон, 14 VIII 1968, Б. Юрцев, № С-68-718; западное побережье Чаунской губы, 8 VII 1968, А. Коробков, № 68-21К).

В серии определений, проведенных у *Potentilla nivea*, устойчиво повторяется хромосомное число 2n=28. Следует отметить, что из трех исследованных образцов два (№№ 70-160 и 70-161) относятся к ssp. *fallax* — подвиду, отличающемуся от типической расы наличием волосистого опушения на черешках и пластинках листьев. Хультен (1968)

склонен рассматривать растения такого типа как гибриды *P. nivea*×*hookeriana*. Кариологическое исследование, по нашему мнению, дает аргумент в пользу точки зрения Порсилда (Porsild, 1951), рассматривающего такие растения как форму внутривидового варьирования *P. nivea*. Если принять гипотезу о гибридной природе таких растений, то родительской парой в таком случае следовало бы считать *P. nivea* и *P. uniflora*, поскольку обсуждаемые образцы имеют цветки более крупные, чем у местной *P. nivea* (по размерам приближающиеся к таковым у *P. uniflora*) и на нижней стороне листьев, кроме мягкого войлочного опушения, имеют также массу длинных шелковисто-белых волосков, характерных для *P. uniflora*. Некоторое представление о географическом распространении 28-хромосомной расы *P. nivea* может дать приводимый ниже перечень исследованных нами образцов:

2n=28 № 65-346 Чукотское нагорье, р. Куэквунь,
2n=28 № 66-28 Анюйское нагорье, окр. пос. Билибино,
2n=28 № 66-135 Чукотское нагорье, р. Сев. Умкрыннет,
2n=28 № С-67-93 Колымское нагорье, Карамкенский перевал,
2n=28 № 67-123К Анюйское нагорье, р. Ергувеем,
2n=28 № 67-169К хр. Искатень, 32 км трассы.

У *Valeriana capitata* дважды отмечены случаи, когда в одной соматической ткани обнаруживаются разные числа хромосом 2n=60, 90 и 2n=60, 120 соответственно). При более дробной трактовке комплекса *Senecio resedifolius* исследованные нами образцы следует отнести к американской расе, известной под названием *S. hyperborealis* Greenm. и отличающейся от типичной формы наличием на плодах многочисленных волосков. По этому признаку наши растения абсолютно сходны с хранящимся в Гербарии БИНа образцом № 6518, собранным А. Э. Порсилдом в дельте р. Макензи и им же определенным как *S. hyperborealis*. В пределах СССР подобные растения собраны пока только на о. Врангеля и на северо-востоке Чукотского полуострова — в обоих случаях на выходах известняков. На о. Врангеля этот вид встречается довольно часто и в заметном обилии в центральной части острова. Хромосомные числа у *S. resedifolius*, полученные нами на материале из других районов Арктики, отличаются от обсуждавшегося выше.

2n=80 № 70-105Т Чукотка, р. Амгуэма, 130 км трассы,
2n=80 № 66-125 Чукотское нагорье, р. Сев. Умкрыннет,
2n=92 № 70-54К Арктическая Якутия, бухта Тикси.

А. П. Соколовская и О. С. Стрелкова (1938) приводят для этого вида 2n=46.

В настоящем сообщении, как и в нашей предыдущей публикации 1971 г., не нашли достаточно полного отражения результаты исследования хромосомных чисел ряда таксономических групп, широко представленных во флоре острова — таких как *Papaver, Draba, Artemisia, Taraxacum*. Публикация этих данных предполагается после тщательной систематической проработки материала. Завершение изучения островных представителей этих сложных групп даст возможность охарактеризовать в целом флору острова с кариологической точки зрения.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. (1965). Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. ж., 50, 9. — Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом некоторых видов растений Северо-Востока СССР. II. Бот. ж., 52, 7. — Жукова П. Г. и В. В. Петровский. (1971). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. Бот. ж., 56, 2. — Соколовская А. П. и О. С. Стрелкова. (1938). Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая. ДАН СССР, 21, 1—2. — Цвелев Н. Н. (1964). Род *Poa* L. В кн.: Арктическая флора СССР, II. — Jørgensen C. A., Th. Sørensen a. M. Westergaard. (1958). The flowering plants of Greenland. A taxo-

nomical and cytological survey. Biol. Skr. d. Kongel. Dansk. Vid. Selsk., 9, 4. — Holmen K. (1952). Cytological studies in the flora of Peary Land, North Greenland. Medd. Grønl., 128, 5. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants. — Löve A. a. D. Löve. (1966). Cytotaxonomy of the alpine vascular plants of mount Washington. — Měsíček J. a. J. Sojak. (1969). Chromosome counts of some Mongolian plants. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 4. — Porsild Ä. E. (1951). Botany of Southeastern Yukon adjacent to the Canol Road. Nat. Mus. Canada. Bull., 121. — Small J. K. (1905). *Saxifragaceae.* In: North America flora, 22. — Trautvetter E. R. (1847). Florula taimyrensis phanerogama. В кн.: A. Th. Middendorff's Sibirische Reise, I, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VI 1971).

УДК [*581.4+581.8*] : *581* : *46* : *582.542.1*

Л. Р. Петрова и Т. С. Николаевская

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО И АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ СОЦВЕТИЯ *DACTYLIS GLOMERATA* L.

С 3 рисунками и 3 таблицами рисунков

L. R. PETROVA AND T. S. NIKOLAEVSKAYA. SOME PECULIARITIES OF MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL STRUCTURE OF INFLORESCENCE OF *DACTYLIS GLOMERATA* L.

Наблюдения проведены в период цветения *Dactylis glomerata* L. в вегетационных условиях. Изучены морфология соцветия и его частей, тип ветвления, степень разветвленности осей различных порядков в соцветии, порядок раскрывания цветков в колоске, различные формы соцветия в период от выметывания до созревания зерновки, механизм движения осей метелки при изменении формы и связанные с этим некоторые анатомические особенности частей соцветия.

Ежа сборная *Dactylis glomerata* L. является широко распространенным луговым злаком и представляет собой молодой полиморфный вид, происшедший от более древнего вида *Dactylis aschersoniana* L. (Григорьев, 1962; Синская, 1964). Он резко выделяется по типу соцветия в ряду других метельчатых злаков. В настоящее время большое внимание уделяется изучению морфогенеза вегетативных органов, вопросам общей биологии, систематики и экологии этого растения. Однако по морфологии соцветия ежи сборной в литературе имеются лишь отрывочные сведения (Kirchner и др., 1908—1912; Evans a. Grover, 1940; Holt, 1954; Христов и Москова, 1966). Можно указать также на работу В. Ф. Корякиной и Н. В. Шиловой (1962), в которой рассматриваются анатомо-морфологические изменения соцветий ежи в зависимости от условий среды.

Кроме того, изучение морфологии соцветия ежи сборной представляет значительный интерес для объяснения некоторых биологических особенностей цветения метельчатых злаков. Так, одна из них состоит в том, что с момента выметывания и до созревания зерновки метелка постепенно меняет свою форму. В фазе выметывания метелка сжата, колоски и оси соцветия плотно прижаты друг к другу. С развитием соцветия оси всех порядков, начиная со второго, отходят в стороны и располагаются под острым углом к осям низших порядков. Особенно хорошо это заметно на осях второго порядка. Форму метелки в этот момент определяют как «полусжатая» или «полураскидистая». В фазе цветения метелка становится «раскидистой», т. е. все оси второго порядка располагаются по отношению к главной оси примерно под углом в 90°, а нижние оси под углом немного более 90°. Оси других порядков с ко-

лосками также отходят в стороны и метелка приобретает раскидистую форму. Когда цветение заканчивается, форма метелки изменяется в обратном порядке, и к моменту созревания зерновки она становится опять сжатой (Любская и Фармаковская, 1951; Гукова, 1960).

До последнего времени механизм движения осей при раскрывании соцветия *Dactylis glomerata* остается не изученным. В настоящей работе рассматриваются: морфология соцветия ежи сборной, тип ветвления и некоторые анатомические особенности его частей с целью изучения механизма движения осей метелки при изменении ее формы.

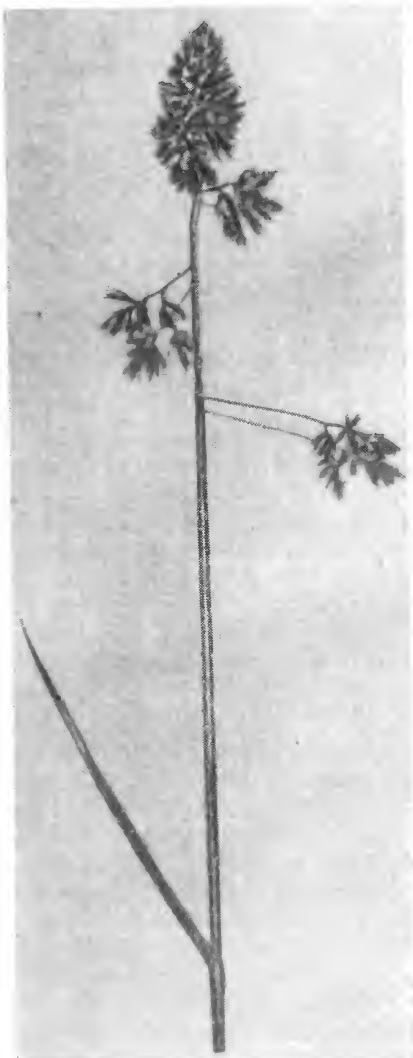


Рис. 1. Соцветие ежи сборной в фазе цветения.

Наблюдения проводились в 1970—1971 гг. на агробиологической станции Института биологии Карельского филиала АН СССР. Растения ежи сборной сорта «Ленинградская» выращивались в вегетационных сосудах. Нами изучалось соцветие главного побега в разные фазы развития растения. Материал фиксировался в формолоуксусном фиксаторе. Изучение тканей соцветия проводилось на постоянных препаратах, приготовленных по обычной цитологической методике. Толщина срезов 15 микрон. Окраска производилась по методу Аксенова (карболовый фуксин и пикроиндиго-кармин). Осмотическое давление определялось плазмолитическим методом. Плазмолитиком служил раствор сахарозы в концентрации от 0.1 до 1 моля.

Соцветие ежи сборной представляет собой сложную, однобокую метелку (Флора СССР, 1937). Главная ось соцветия является продолжением стебля, отходит от последнего узла и заключена во влагалище верхнего листа стебля, размеры ее достигают 20 см (рис. 1).

Метелка ежи сборной имеет главную ось первого порядка, от которой отходят несколько (11—18) поочередно расположенных и ветвящихся осей второго порядка. Оси второго порядка в свою очередь образуют уже более короткие оси третьего порядка, которые формируют оси четвертого порядка и так далее. Всего у ежи сборной насчитывается в метелке до шести порядков осей.

Степень ветвления и расстояния между осями каждого порядка постепенно уменьшаются от основания к вершине главной и боковых осей II порядка, так что на нижних осях разветвление доходит до шести порядков, а на верхних лишь до двух-трех.

Соответственно и число осей III, IV, V, VI порядков уменьшается от основания метелки и осей II порядка к их вершинам. Это хорошо прослеживается на рис. 2. Эту редукцию степени ветвления боковых осей по направлению к вершине отмечает также Тролль (Troll, 1957) для всех метельчатых соцветий, она и определяет удлиненную пирамидаль-

ную форму соцветия. Тип ветвления осей соцветия ежи сборной — моноподиальный. Оси всех порядков трехгранные и, как правило, слегка опушены.

Соцветие ежи сборной характеризуется наличием маленьких редуцированных кроющих листьев, расположенных в основании главной и боковых осей II порядка. Они хорошо заметны на ранних фазах развития метелки с момента заложения осей на конусе нарастания и до полного формирования цветка, что совпадает с фазой выметывания (рис. 3, *Б*

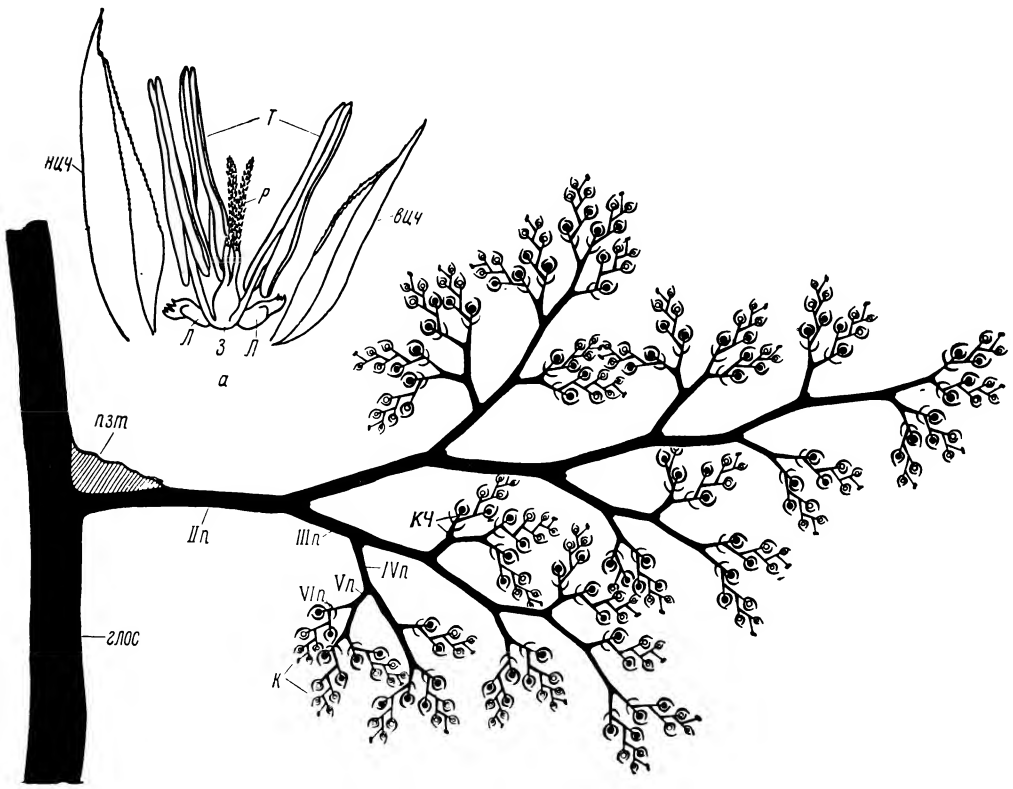


Рис. 2. Схема ветвления оси второго порядка соцветия ежи сборной.

а — цветок; *глос* — главная ось соцветия или ось I порядка; *IIп* — ось II порядка; *IIIп* — ось III порядка; *IVп* — ось IV порядка; *Vп* — ось V порядка; *VIп* — ось VI порядка; *пзт* — пазушная ткань; *к* — колоски; *кч* — колосковые чешуи; *нцч* — нижняя цветковая чешуя; *вцч* — верхняя цветковая чешуя; *л* — лодикулы; *з* — завязь; *т* — тычинки; *р* — рыльце.

и табл. 1, *б*). Постепенно кроющие листья прекращают свое развитие и засыхают. Поэтому, в отличие от других метельчатых злаков (Петрова, 1970), в хорошо развитой метелке в фазе цветения ежи сборной их обнаружить не удается. У ежи сборной под влиянием неблагоприятных климатических условий иногда может происходить израстание брактей, которые в этих случаях достигают 2—3 см.

Количество колосков в отдельном соцветии достигает 300 и более. Располагаются они на осях всех порядков, т. е. каждая ось заканчивается колоском. Таким образом, общее число колосков в метелке соответствует общему числу осей всех порядков.

Таким образом, в нижней части метелки колоски располагаются на осях всех порядков от II до VI; в средней — колосками заканчиваются лишь оси III и IV порядков, а в самой верхней части метелки лишь оси II—III порядков несут колоски. Самый верхний колосок в метелке располагается на оси I порядка. При таком распределении колосков и таком ветвлении осей колоски кажутся собранными в пучки, а метелка приобретает пирамидальную форму. В результате сближения осей, несущих колоски, создается впечатление, что они располагаются еще и

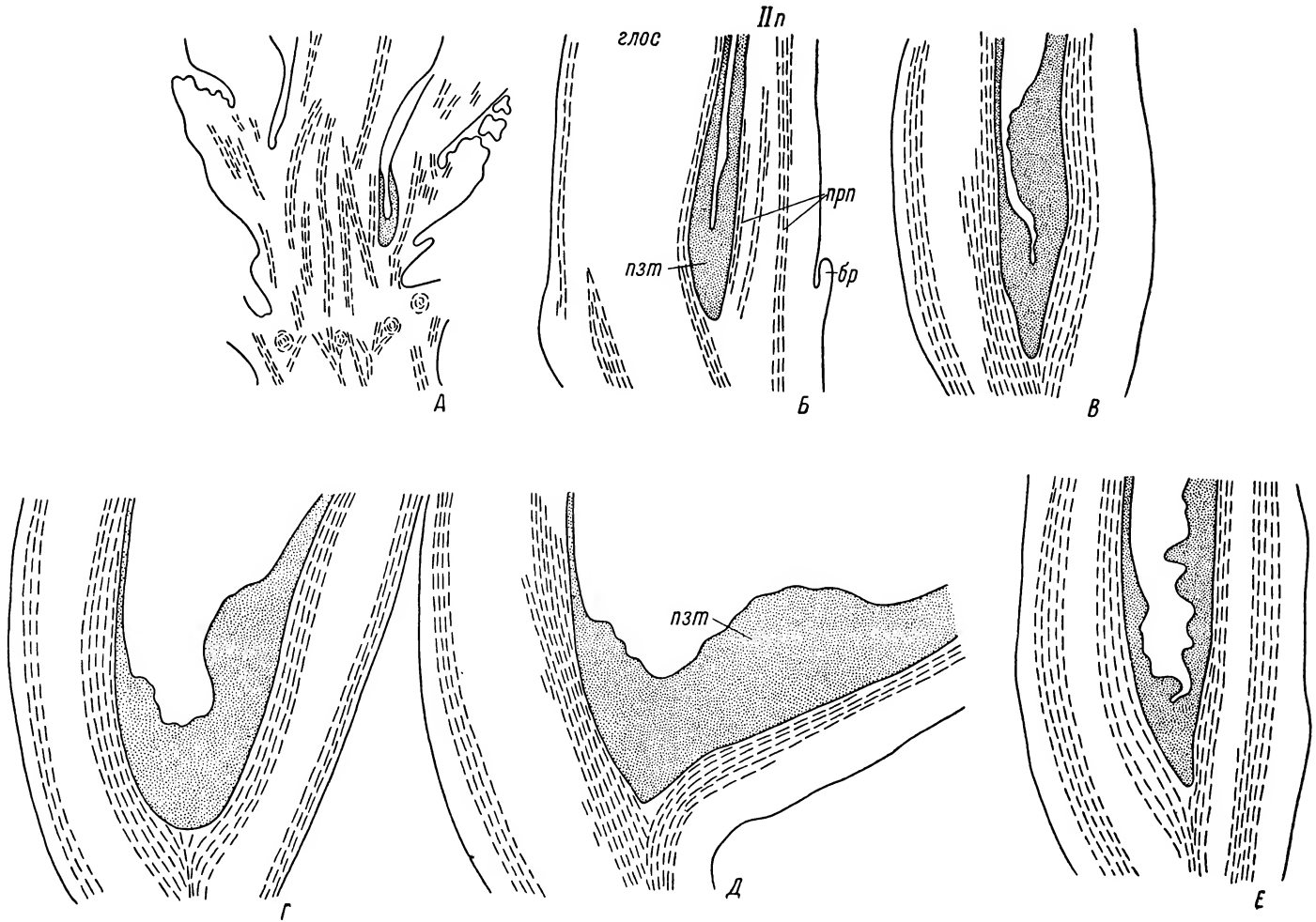


Рис. 3. Схема продольных срезов через ось I порядка (*глос*) и ось II порядка (*IIп*) соцветия ежи сборной.

А — на ранней стадии развития соцветия, когда идет заложение осей III—IV порядков; *Б* — в фазе трубкования; *В* — в фазе выметывания (сжатая метелка); *Г* — в фазе выметывания (полураскидистая метелка); *Д* — в фазе цветения (раскидистая метелка); *Е* — в фазе созревания зерновок (сжатая метелка); *бр* — брактея; *прп* — проводящие пучки; *пзт* — пазушная ткань.

попарно, хотя при более пристальном рассмотрении хорошо заметно, что ось более высокого порядка чуть длиннее.

В основании колосков находятся нижняя и верхняя колосковые чешуи (рис. 2), нижняя колосковая чешуя по размеру несколько больше верхней.

Интересная особенность наблюдается у колосковых чешуй колосков, находящихся в различных частях соцветия. Они резко отличаются по внешнему виду. У колоска, находящегося с внешней стороны соцветия, обе чешуи сильно опушены по килю, пленчатым краям и по всей поверхности чешуи. Нижняя колосковая чешуя кожистая, с пленчатыми краями и небольшой остью, по килю и у основания она имеет зеленую окраску. Верхняя колосковая чешуя имеет меньшие размеры, пленчатые края, более слабую зеленую окраску.

У колоска, находящегося внутри соцветия, обе колосковые чешуи почти одинакового размера. Они пленчатые, прозрачные, почти бесцветные, слабо опушенные. В анатомическом строении колосковые чешуи обнаруживают также некоторые различия. Нижние колосковые чешуи внешних колосков соцветия по сравнению с нижними колосковыми чешуями внутренних колосков имеют более многослойную склеренхиму, толстую кутикулу, сильно развитый центральный проводящий пучок. Такая разница в морфологии и анатомии колосковых чешуй может объясняться тем, что чешуи колосков, расположенных внутри соцветия, теряют функцию защиты колоска от внешних воздействий, так как окружены другими колосками, которые и берут на себя эту функцию.

Число цветков в колоске колеблется от четырех до шести. Четырехцветковые колоски чаще располагаются на верхушках осей II—III порядков. Всего в метелке насчитывается до 30 четырехцветковых колосков, столько же шестицветковых. Остальные колоски — пятицветковые, которые встречаются на осях всех порядков (рис. 2).

Колосок *Dactylis glomerata* открытого типа; наиболее развит нижний цветок, наименее развиты 4—5-й цветки. Верхушка оси колоска рудиментирована и находится между недоразвитыми цветками.

Цветок ежи сборной имеет две цветковые чешуи — нижнюю (lemma) и верхнюю (palea). В нем хорошо выражены две лодикулы, три тычинки и завязь с двухлопастным рыльцем (рис. 2, *а*).

Развитие и раскрывание цветков в колоске идет в акропетальном порядке. При этом на одном и том же соцветии можно найти колоски с одним, двумя и тремя раскрывшимися цветками. Наиболее развитыми являются, по-видимому, колоски в средней и верхней частях соцветия, так как у них, по нашим наблюдениям, в начале фазы цветения раскрывалось по два-три цветка. В колосках, расположенных в нижней части соцветия, на осях всех порядков, как правило, имелось лишь по одному раскрывшемуся цветку. Следовательно, цветение в метелке ежи сборной распространяется от середины соцветия к вершине и основанию его.

В метелке *Dactylis glomerata* в пазухах осей II порядка наблюдаются участки ткани, образующие складки и утолщения, особенно хорошо заметные в фазе цветения, на что указывал еще Р. Ю. Рожевиц (1937). Проведенные нами анатомические исследования показали, что эта ткань по характеру заложения и раннего развития подобна интеркалярной меристеме злаков, которую Эзау (1969) называет потенциальной меристематической зоной. Располагается эта ткань, по Эзау, в сочленениях или листовых подушках, т. е. в утолщенных участках во влагалище листа или стебля. Свои меристематические потенции такие листовые подушки, по предположению автора, проявляют, например, в то время, когда соломина поднимается после полегания, постепенно изгибаясь вверх в результате увеличения размеров клеток и их деления на нижней стороне полегшей соломины.

Я. А. Дудинская и Т. А. Миколенко (1970) на многих злаках и в том числе на еже сборной показали, что стеблевые и листовые сочленения имеют свои очаги возникновения, не совпадающие с расположе-

нием тех интеркалярных меристем, за счет деятельности которых формируются междоузлия и влагалища листьев. Закладываются они на очень ранних этапах роста междоузлий и влагалищ.

Деятельность и роль ткани, расположенной в пазухе осей соцветия ежи сборной, по нашему мнению, отличается от типичной интеркалярной меристемы злаков.

На продольных срезах, сделанных в различные фазы развития соцветия, эта пазушная ткань резко выделяется среди других тканей осей соцветия (рис. 3). Мы рассмотрим участки ее, находящиеся между осями I и II порядков. По мере развития метелки она постепенно разрастается и к периоду цветения достигает своих максимальных размеров. С внутренней стороны осей эта ткань непосредственно примыкает к флоэме проводящих пучков.

Эпидермис пазушной ткани состоит из клеток прямоугольной формы, оболочки которых в процессе роста значительно утолщаются. В фазе выметывания на эпидермисе появляется кутикула. Эпидермис этой ткани хорошо сохраняется на всех фазах развития метелки.

На ранних фазах, когда закладываются оси всех порядков, пазушная ткань имеет меристематический характер (табл. I, *а*; все табл. см. вклейки в конце номера). Клетки этой ткани располагаются плотно, оболочки их тонкие; ядра занимают центральное положение, округлой формы, с хорошо заметными сгустками хроматина. Во многих из них наблюдаются митозы. Клетки пазушной ткани образуют несколько полукруглых рядов вокруг пазухи. В этот период и вплоть до выметывания в пазушной ткани идет усиленное деление клеток. В результате эта ткань настолько сильно разрастается за счет увеличения размеров клеток, что на оси II порядка появляется выпуклость, хорошо заметная даже невооруженным глазом (рис. 2 и 3; табл. I, *б*). При этом изменяется и форма клеток, оболочки их утолщаются, ядра сдвигаются к стенкам, усиливается вакуолизация (табл. II, *а*, *б*, *в*, *г*). Клетки пазушной ткани располагаются очень плотно. Увеличение их размеров идет до конца фазы цветения; стенки клеток пазушной ткани в этот период, вероятно, имеют способность растягиваться, поскольку в фазе цветения оси II порядка наиболее сильно отходят от оси I порядка (рис. 3, *Д*).

В фазе цветения метелки в пазушной ткани ежи сборной четко выделяется несколько рядов клеток, прилегающих непосредственно к флоэме проводящего пучка (табл. III, *а*). Они отличаются от основных клеток пазушной ткани по форме, имеют более крупные размеры и содержат большое количество зеленых пластид. В ранние и более поздние фазы развития метелки в этих клетках зеленые пластиды нами не наблюдались.

Как показали наши исследования, в фазе цветения в клетках пазушной ткани значительно увеличивается осмотическое давление. Установлено, что у ежи сборной осмотическое давление в клетках этой ткани до цветения равно 13.5 атм., во время цветения 18.8 атм.

В какой-то степени мы можем провести аналогию в деятельности этой ткани с лодикулами. Как отмечают ряд авторов (Банникова, 1964; Pissarek, 1970), осмотическое давление в лодикулах до и во время цветения злаков резко различно; во время цветения в нижней утолщенной части лодикул оно возрастает в 2—2.5 раза. По мнению этих авторов, увеличение осмотического давления является причиной поглощения лодикулами воды из соседних тканей и их набухания, что влечет за собой раскрывание цветков.

К моменту созревания зерновок пазушная ткань сжимается, превращаясь в массу облитерированных клеток. Содержимое их дегенерирует. Можно наблюдать только отдельные ядра, а также клетки эпидермиса с толстыми оболочками, кутикулой и с крупными вакуолями (табл. III, *в*, *г*). Таким образом, после цветения происходит старение клеток и отмирание этой ткани. То же самое происходит и с лодикулами.

Такая же пазушная ткань обнаружена нами в пазухах осей соцветия других метельчатых злаков, таких как *Festuca rubra* L., *F. pratensis* Huds., *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B., *Poa pratensis* L. и в пазухах оси колоска *Agropyron repens* (L.) P. B.

Полученные нами данные по изучению морфологии и анатомии соцветия *Dactylis glomerata* позволяют объяснить также и некоторые биологические особенности этого растения.

Так, наиболее сильное разветвление осей II порядка в нижней части метелки при образовании осей III, IV, V и VI порядков несколько задерживает заложение и формирование колосков в этой части соцветия. В результате, колоски всей метелки оказываются развитыми почти в одинаковой степени, несмотря на то, что колоски на осях верхней части соцветия закладываются значительно позднее. Поэтому массовое раскрывание цветков на осях всех порядков метелки ежи сборной происходит почти одновременно.

Важное значение в биологии цветения ежи сборной имеет, на наш взгляд, и изменение формы соцветия от сжатой к полураскидистой, раскидистой и снова к сжатой.

Благодаря раскрыванию метелки создаются лучшие условия для ветроопыления многочисленных цветков в фазе цветения. При «закрывании» метелки, когда она приобретает сжатую форму, в ней создается свой микроклимат, способствующий лучшему наливу и более быстрому созреванию зерновок, так как обеспечивается защита их от неблагоприятных внешних воздействий.

Наличие пазушной ткани в пазухах осей различных порядков соцветия ежи сборной и ее своеобразное строение в разные фазы развития, по нашим представлениям, может объяснить в некоторой степени механизм раскрывания и закрывания метелки ежи.

В начале выметывания идет усиленное разрастание пазушной ткани на внутренней стороне оси II порядка. В результате оси II порядка постепенно отходят от оси I порядка. Таким образом, на первых этапах раскрывания метелки движение оси II порядка связано с ростовыми процессами в пазушной ткани. Подобное явление было отмечено еще Пфеффером (Pfeffer, 1873) при изучении механизма раскрывания и закрывания околоцветника у тюльпана и крокуса.

В фазе цветения происходит дальнейшее отклонение осей II порядка до угла в 90° или немного больше. Клетки пазушной ткани в этот период находятся в состоянии сильного напряжения, вызванного изменением тургора и осмотического давления в них. Наличие большого количества хлоропластов в клетках этой ткани и примыкание их непосредственно к проводящим пучкам, связано, по-видимому, также с динамикой тургорного состояния клеток.

Кроме того, отклонение осей II порядка в какой-то степени происходит под действием тяжести колосков, находящихся на концах осей. В этот момент пазушная ткань действует, вероятно, как пружина, препятствуя разрыву всех тканей в пазухе и поддерживая оси II порядка под определенным углом.

В период созревания зерновки клетки пазушной ткани постепенно теряют тургор, сжимаются и этим, очевидно, подтягивают ось II порядка к оси I порядка. В результате в этот период мы наблюдаем сжатую форму метелки.

Механизм раскрывания и закрывания метелки у ежи сборной во многом напоминает суточные движения лепестков околоцветника, описанные рядом исследователей (Claus, 1926; Märkert, 1931; Максимов, 1948; Мирославов, 1958, и др.).

Морфологические и анатомические исследования метелки *Dactylis glomerata* позволили нам выявить некоторые закономерности и сделать ряд выводов.

1. Характерной особенностью соцветия ежи сборной является наличие редуцированных кроющих листьев, расположенных в основании главной

и боковых осей II порядка. Они обнаруживаются только на ранних фазах развития соцветия.

2. Ветвление осей соцветия ежи сборной — моноподиальное. Порядок раскрывания цветков во всех колосках соцветия акропетальный. Сильное разветвление осей II порядка в нижней части метелки способствует тому, что раскрывание одних и тех же цветков в колосках, расположенных на осях всех порядков в разных частях соцветия, наступает почти одновременно.

3. Интересной особенностью строения метелки ежи сборной является развитие в пазухах осей I и II порядков пазушной ткани, которая по характеру заложения и раннего развития подобна интеркалярной меристеме, а с дальнейшим развитием становится паренхимной тканью. Она имеет своеобразное строение на разных фазах развития соцветия и, очевидно, принимает участие в механизме раскрывания и закрывания метелки.

На первых этапах раскрывания метелки движение оси II порядка связано с ростовыми процессами, происходящими в клетках пазушной ткани. Дальнейшее раскрывание метелки в фазу цветения и закрывание ее в фазу созревания зерновки, по-видимому, связано с изменением тургора и осмотического давления в клетках этой ткани.

4. Механизм раскрывания и закрывания метелки и осей колосков всех метельчатых злаков, по-видимому, связан с наличием и деятельностью пазушной ткани.

5. Изменение формы соцветия в результате движения осей II порядка имеет важное биологическое значение, способствуя лучшему опылению и созреванию зерновок.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1966). Анотомия растений. — Банникова В. А. (1964). О раскрывании цветков и удлинении тычиночных нитей у злаков. Бот. ж., 49, 5. — Григорьев Ю. С. (1962). Новые данные по экологии ежи сборной. Бот. ж., 47, 1. — Гукова Л. В. (1960). К биологии цветения ежи сборной *Dactylis glomerata*. Сб. научн. работ. асп. Всес. н.-и. инст. хлопководства, 2. — Дудинская Я. А. и Т. А. Миколенко. (1970). Происхождение и развитие стеблевых и листовых сочленений у злаков. ДАН СССР, 194, 6. — Корякина В. Ф. и Н. В. Шилова. (1962). Анатомо-морфологические изменения соцветий ежи сборной в зависимости от условий среды. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, 15. — Любская А. Ф. и О. Ф. Фармаковская. (1951). Ежа сборная. В кн.: Многолетние травы в лугопастбищном севообороте. — Максимов Н. А. (1948). Краткий курс физиологии растений. — Мирославов Е. А. (1958). О суточных движениях венчика *Gentiana olivieri* Griseb. Бот. ж., 43, 6. — Ордина Н. А. (1953). Интеркалярная меристема и ее роль в онтогенезе пшеницы. Диссерт. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. — Петрова Л. Р. (1970). Морфология репродуктивных органов некоторых видов подсемейства *Bambusoideae*. Бот. ж., 55, 2. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. — Синская Е. Н. (1964). Видообразование в роде *Dactylis*. Бот. ж., 49, 2. — Флора СССР. (1937). 2, злаки. — Христов М. А. и Р. Москова. (1966). Морфологични и цитоембриологични проучвания върху формирането и развитието на съцветието при *Dactylis glomerata* L. Научн. тр. Высш. селеностоп. инст., 18(46). — Эзау К. (1969). — Анатомия растений. — Claus G. ((1926). Die Blutenbewegungen der Gentianaceen. Flora, N. F., 20. — Evans M. W. a. F. O. Grover. (1940). Developmental morphology of the growing point of the shoot and the inflorescence in grasses. Agr. Res., 61, 7. — Holt I. V. (1954). Initiation and development of inflorescences of *Phalaris arundinaria* and *Dactylis glomerata* L. Jowa S. State Coll. J. of Sci., 24, 4. — Kirchner O., E. Loew u. C. Schröter. (1908—1912). Lebensegeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. 8, 11, 15. — Märkert M. (1931). Über die thermonastische Blutenbewegung von *Tulipa*. Botan. Archiv, 33, 4. — Pfeffer W. (1873). Physiologische Untersuchungen. Pissarek H. P. (1970). Untersuchungen über Bau und Funktion der Gramineen—Lodiculae. Beitr. Biol. Pflanzen, 47, 3. — Troll. (1957). Practische Einfuhrung in die Pflanzenmorfologie. 2.

УДК 581.43 : 582.669.2

И. С. Михайловская и Д. Х. Юхананов

К АНАТОМИИ КОРНЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ACANTHOPHYLLUM* C. A. MEY. И *ALLOCHRUSA* BUNGE

С 7 рисунками

I. S. MIKHAILOVSKAYA AND D. H. YUKHANANOV. ON THE ROOT ANATOMY OF SOME SPECIES OF *ACANTHOPHYLLUM* C. A. MEY. AND *ALLOCHRUSA* BUNGE

Приводятся сведения об анатомической структуре и ходе формирования корней 13 видов рода *Acanthophyllum* и 2 видов рода *Allochrusa*. Установлено пять различных типов их внутренних структур. Выявлено, что виды рода *Acanthophyllum*, относящиеся к секции *Oligosperma* и виды секций *Turbinaria* и *Pleiosperma* обладают резко отличными анатомическими структурами корня. Это позволяет использовать данные анатомического исследования корней для уточнения отдельных вопросов систематики этих растений сем. *Caryophyllaceae*.

Во флористическом отношении одним из наиболее богатых районов СССР является Средняя Азия, где широко представлены виды сем. *Caryophyllaceae*, в частности виды *Acanthophyllum* C. A. Mey. и *Allochrusa* Bunge, содержащие в своих тканях тритерпеновые сапонины.

В корнях растений этих родов был найден тритерпеновый сапонин-гипсозид (или близкий к нему по структуре гликозид). Известно, что гипсозид из *Gypsophila pacifica* Kom. является эффективным средством при лечении экспериментального атеросклероза, а также оказывает положительное действие на сердечно-сосудистую и центральную нервную систему (Яцыно, 1969). Тритерпеновые сапонины широко используются и в народном хозяйстве (Сагатов, 1966).

Нами была предпринята попытка изучения анатомического строения корней и условий накопления в них сапонинов у видов *Acanthophyllum* и *Allochrusa*. Строение корней, неодинаковое у разных видов, может быть использовано как один из признаков в систематике этих родов.[1]

Анатомическое строение корней гвоздичных изучено далеко не достаточно. В анатомических сводках Солередера (Solereder, 1899) и Меткафа и Чока (Metcalfe a. Chalk, 1950) указывается, что стебли и корни гвоздичных могут иметь как нормальное, так и аномальное строение. Солередер приводит рисунок поперечного среза корня одного из видов *Acanthophyllum* с аномальным строением и пытается выяснить возникновение такой структуры. В сводке Меткафа и Чока подчеркивается наличие поликамбиальности в осевых органах гвоздичных. А. Л. Тахтаджян (1966) отмечает поликамбиальную структуру концентрического типа в стеблях и корнях многих видов *Caryophyllaceae* и других семейств порядка *Centrospermae*.

Поликамбиальность осевых органов у растений этого порядка рассматривается рядом автором (Joshi, 1937; Ильин, 1946; Тахтаджян, 1966) как анцестральный признак, присущий группе семейств, предковые формы которых, возможно, обладали в глубоком прошлом травянистой жизненной формой. Изучение анатомического строения корней *Gypsophila tenuifolium* и *G. iberica* проводилось В. К. Пироговым (1961); имеются работы Б. Н. Ниязова (1962, 1963, 1965) по изучению анатомии туркестанского мыльного корня *Acanthophyllum gypsophiloides* Regel. Чрезвычайно интересны работы В. М. Арциховского (1928) по анатомии стеблей саксаула (*Chenopodiaceae*).

В своей работе мы использовали материал, собранный Среднеазиатской экспедицией Всесоюзного института лекарственных растений

[1] В вопросах самостоятельности и объема родов *Acanthophyllum* и *Allochrusa* мы придерживаемся обработки Ю. Д. Соскова и П. Н. Овчинникова во «Флоре Таджикской ССР», т. III, 1968.

(ВИЛР) в 1969—1970 гг.; по некоторым видам материал был получен из дублетного фонда гербария ВИЛР.

Изучались корни взрослых растений 13 видов *Acanthophyllum* (из секций *Oligosperma*, *Turbinaria*, *Pleiosperma* и *Macrostegia*), и двух видов рода *Allochrusa* (из секций *Versicoloria* и *Paniculata*). Делались поперечные и продольные срезы корней.

Большинство изученных видов *Acanthophyllum* и *Allochrusa* обладают концентрическим поликамбиальным строением корня. За определенным периодом нормального функционирования (у отдельных видов по-разному) заложившийся в первичном строении корня камбий отмирает, образовав большее или меньшее количество древесины к центру корня. В этой древесине формируются и хорошо заметные радиальные лучи. К периферии за камбием откладывается луб сравнительно в небольшом количестве клеток.

После прекращения деятельности первого камбия, в перицикле корня, расположенного по его периферии и принимающего участие в образовании феллогена (перидермы), возникает меристематический слой по направлению к центру корня. Этот слой делящихся клеток формирует основную живую тонкостенную «промежуточную ткань» корня (Арциховский, 1928), в ней отдельными участками закладываются очаги из тонкостенных меристематических клеток, очаги прокамбия. Из этих участков образовательной ткани формируются проводящие пучки, в которых сразу же возникает камбий. У ряда видов эти новые пучки, возникающие кольцом по периферии корня (под перициклом), сходны с коллатеральным строением пучков в корне у *Beta vulgaris*. У других видов эти пучки дифференцируются по радиальному типу — с древесиной в центре, с камбием и лубяными участками по периферии и с радиальными лучами. В этом случае возникает характерная «астероидная» структура вторичноутолщенного корня.

Каждый из новых коллатеральных или радиальных пучков, обладая камбием, нарастает в течение ряда лет. При дальнейшем утолщении корня, которое происходит очень медленно, из клеток перицикла снова возникают новые меристематические очаги, дающие начало молодым проводящим пучкам, располагающимся концентрическим слоем к периферии от ранее образованных.

Основная ткань корня — «промежуточная ткань», образующаяся из делящихся тонкостенных клеток внутренних слоев перицикла, состоит из несколько удлиненных в продольном направлении клеток с толстыми клеточными оболочками. Эти клетки часто имеют неправильную форму, заключают большое количество друз; особенно много друз в периферической части корня, часто называемой «коровой тканью».[1]

В строении пучков много своеобразного. Луб в них развит слабо, представлен небольшими участками над слоем камбия, состоит из очень мелких тонкостенных ситовидных элементов. При отмирании его периферических клеток последние становятся совершенно незаметными. Камбий представлен в формирующемся пучке одним-двумя слоями, а затем делается однослойным, с одним-двумя слоями клеток камбиальной зоны. Древесная часть пучка разрастается довольно интенсивно по сравнению с его лубяной частью.

Из проводящих элементов в древесине обнаруживаются только сосуды. Они разного диаметра, с хорошо выраженной очередной поровостью на стенках; перфорации простые. В древесине много древесинной паренхимы, окружающей сосуды и контактирующей с перенхимными тканями лучей. Сосуды очень сильно изгибаются в продольном направлении, постоянно анастомозируя.

---

[1] Сами понятия пучки, лучи, коровая часть к корням поликамбиального строения применимы лишь условно, так как все эти части корня возникают из перицикла, т. е. имеют иной генезис, чем части монокамбиального корня.

Отличительной чертой корней большинства рассмотренных видов обоих родов, *Acanthophyllum* и *Allochrusa*, является полное отсутствие у них механических одревесневших тканей (волокон). Одревесневают только стенки сосудов; все же остальные ткани живые, с неодревеснев-шими целлюлозными оболочками.

Корни покрыты с поверхности перидермой, которая отличается рядом особенностей. Феллоген, возникающий из перицикла, не образует феллодермы. Феллема у разных видов различна. У некоторых видов, например у *Allochrusa transhyrcana* (Preobr.) Juch. et Kuv., она состоит только из тонкостенных опробковевших клеток. У других же видов,

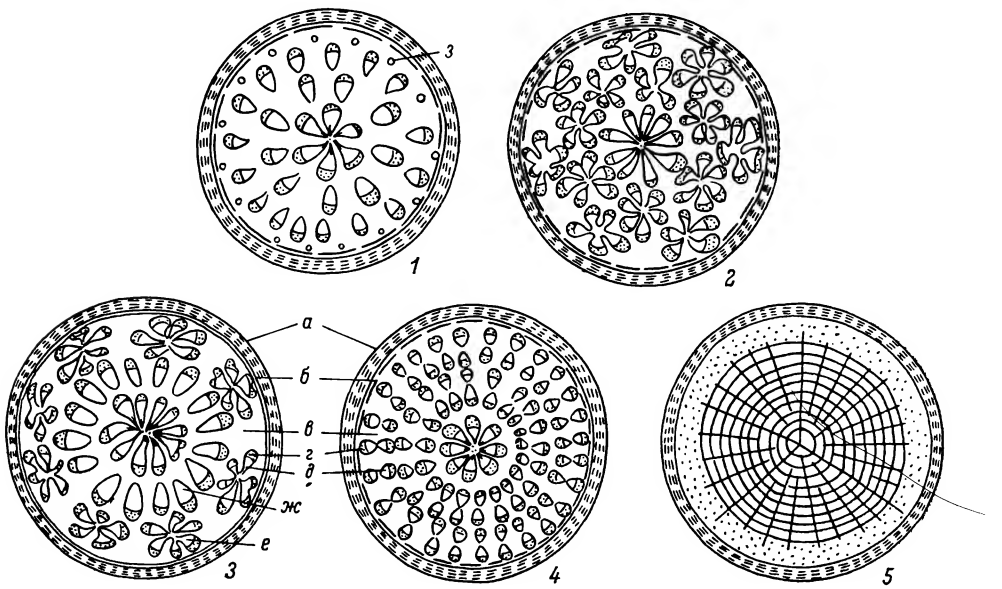


Рис. 1. Схема анатомического строения поперечных срезов исследованных корней *Acanthophyllum* и *Allochrusa*.

1 — тип *Beta vulgaris*; *2* — тип астероидный; *3* — тип смешанный; *4* — тип перевернутых пучков; *5* — тип нормального строения: *а* — перидерма, *б* — перицикл, *в* — промежуточная ткань, *г* — луб, *д* — древесина, *е* — пучок астероидного типа, *ж* — пучок коллатерального типа, *з* — меристематический очаг.

у большинства рассмотренных, перидерма включает в себя и слои сильно утолщенных одревесневших клеток (жесткие слои), они также возникают из феллогена. Представлены эти слои или в виде однородных толстостенных тангентальных прослоек, или образуют многослойные одревесневшие включения среди тонкостенных клеток перидермы. Возможно, что формируются они ежегодно, как ткань, придающая корню определенную прочность и защиту со стороны периферии. В связи с утолщением корня перидерма растрескивается вдоль и слущивается.

Среди изученных видов, обладающих корнями поликамбиального строения, три вида *Acanthophyllum* имеют «нормальное» вторичное строение корней. Это *A. sordidum* Bunge, *A. microcephalum* Boiss. и *A. mucronatum* C. A. Meу. Поперечный срез корней этих видов очень сходен. Хорошо заметны годичные приросты во вторичной ксилеме, с крупными широкопросветными сосудами в ранней древесине и более узкопросветными — в поздней. Хорошо выражены радиальные лучи, в периферической части корня — участки луба. В паренхиме луба много кристаллов. Древесина изобилует одревесневшими толстостенными механическими волокнами. Между участками годичных приростов в древесине располагается паренхимная тонкостенная ткань. Однако без специального исследования нельзя еще сказать, является ли подобная «нормальная»

структура монокамбиальной или она поликамбиального происхождения (Арциховский, 1928).

В связи с выявленными различиями в строении корней разных видов *Acanthophyllum* и *Allochrusa* мы пытались установить различные типы анатомического строения корней изученных видов, исходя из особенностей их поликамбиальной природы (рис. 1).

1. Тип Beta vulgaris. Эта структура характеризуется концентрическими, последовательно возникающими из меристематических очагов перицикла, слоями коллатеральных пучков. Пучки обладают временно действующим камбием. В связи с утолщением корня новые пучки возникают центробежно по отношению к центральному участку корня вторичного строения.

Такой тип строения корней обнаружен у следующих видов:

Секция *Oligosperma* Schischk.

Acanthophyllum pungens (Bunge) Boiss.

Секция *Pleiosperma* Boiss.

A. glandulosum Bunge ex Boiss.

Секция *Macrostegia* Boiss.

A. korolkowii Rgl. et Schm.

Секция *Versicolorta* Schischk.

Allochrusa transhyrcana (Preobr.) Juch. et Kuv.

2. Тип астероидный. Характеризуется концентрическими слоями отдельных радиальных групп пучков, возникающих из меристематических очагов перицикла и располагающихся вокруг центральной части корня. Радиальные группы пучков обладают временно действующим камбием. Такое строение корня наблюдается у следующих видов *Acanthophyllum:*

Секция *Oligosperma* Schischk.

A. adenophorum Freyn, *A. subglabrum* Schischk. (рис. 2), *A. korshinskyi* Schischk., *A. borsczowii* Litv.

Секция *Pleiosperma* Boiss.

A. knorringianum Schischk. (рис. 3).

3. Тип смешанный. Характеризуется тем, что вокруг центральной части корня возникает кольцо коллатеральных пучков, а затем к периферии формируется из перицикла слой из групп радиально расположенных пучков. Таким строением обладает корень *Acanthophyllum stenostegium* Freyn (секция *Oligosperma* Schischk.).

4. Тип с «перевернутыми пучками». Характеризуется тем, что группы радиальных пучков возникают здесь в концентрическом слое, очень близко друг к другу, в связи с чем формирование коллатеральных участков происходит в такой радиальной группе только в двух направлениях: к периферии корня и к его центру. Боковые пучки радиальной группы совсем не дифференцируются. В результате такого неполного развития этих пучков часть их, обращенная к центру, находится как бы в перевернутом положении. Такое строение корня наблюдается у *Acanthophyllum serawschanicum* (рис. 4) (секция *Macrostegia* Boiss.) и *Allochrusa gypsophiloides* (Rgl.) Ovcz. et Czuk. (рис. 5) (секция *Paniculata* Golenk.).

5. Тип «нормального» вторичного строения. Характеризуется четкими годичными приростами древесины с большим количе-

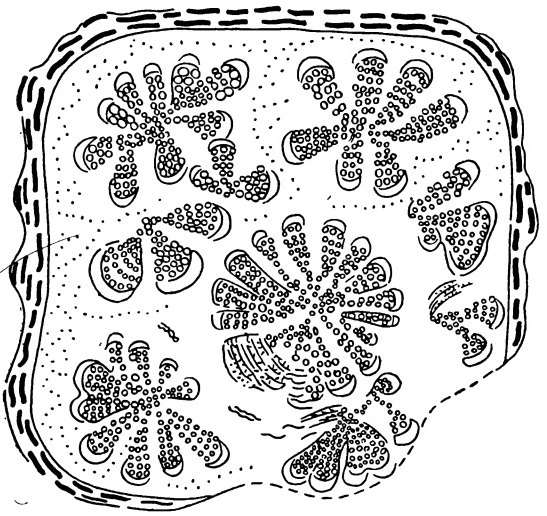


Рис. 2. Поперечный срез корня *Acanthophyllum subglabrum* Schischk. (тип 1).

ством механических тканей, с развитой лубяной частью и широкими радиальными лучами. Такое строение корня встречается у видов:

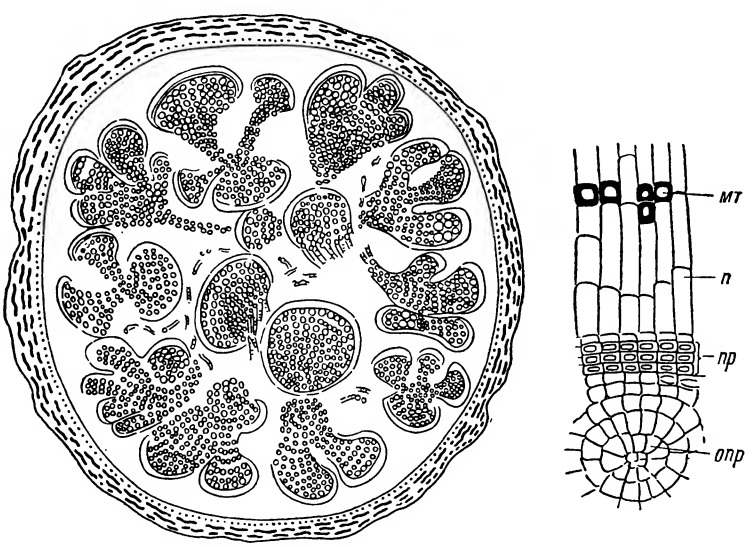


Рис. 3. Поперечный срез корня *Acanthophyllum knorringianum* Schischk. (тип 2).

мт — механическая ткань; *п* — перидерма; *пр* — перицикл; *опр* — очаг прокамбия.

Секция *Turbinaria* Boiss.

A. microcephalum Boiss. (рис. 6), *A. mucronatum* C. A. Mey.

Секция *Pleiosperma* Boiss.

A. sordidum Bunge.

Таким образом, виды растений рода *Acanthophyllum*, относящиеся к секции *Oligosperma* Schischk., характеризуются астероидным типом поликамбиального строения корня. Виды того же рода, относящиеся

к секции *Turbinaria* Boiss., и вид *A. sordidum* Bunge из смежной секции *Pleiosperma* Boiss., обладает резко отличным «нормальным» типом строения корня.

Эти данные позволяют использовать анатомические особенности корневой структуры видов этих родов для уточнения отдельных вопросов их систематики.

Возрастные особенности корней изученных видов, определение календарного возраста растений по анатомическому строению их корней

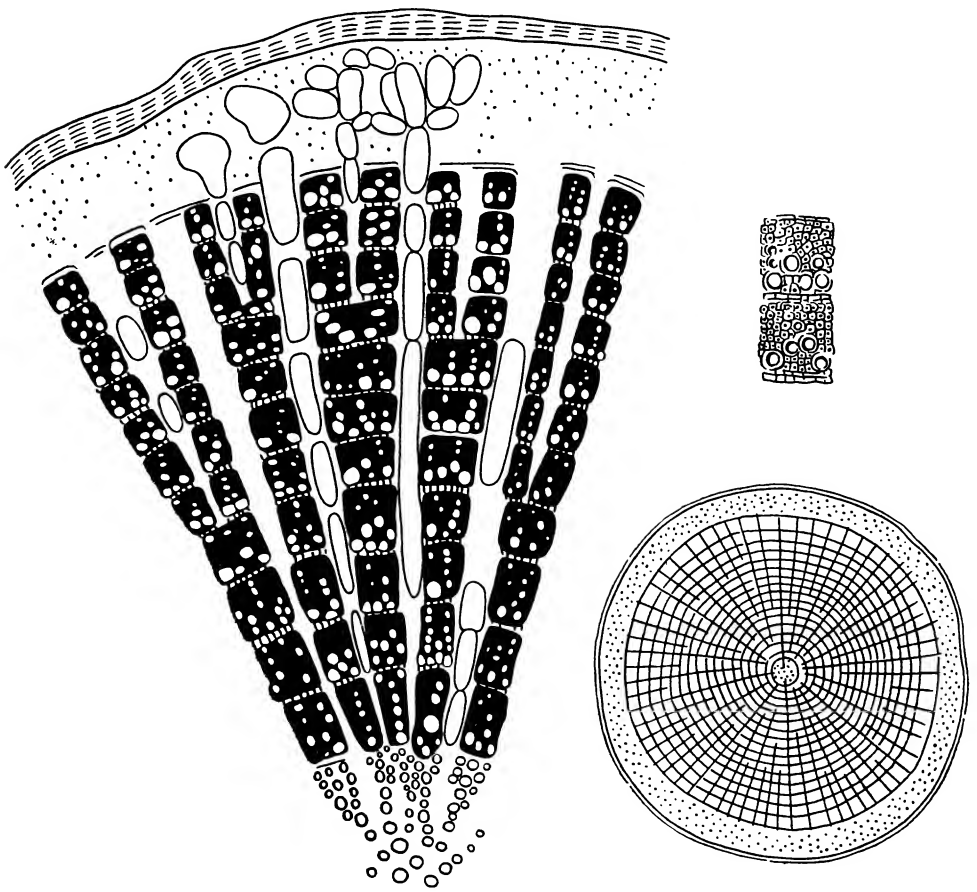


Рис. 4. Поперечный срез корня *Acanthophyllum serawschanicum* Golenk.

представляет собой совершенно неизученные вопросы, которые можно понять только на основе изучения морфогенеза этих растений.

Самое аномальное строение корней растений этой группы, являющееся для них вполне нормальным, может быть изучено также только при всестороннем исследовании развития как подземной, так и надземной части растения.

Для суждения о филогенетических закономерностях в роде *Acanthophyllum* полученных данных, к сожалению, недостаточно. Можно лишь предполагать, что «тип Beta vulgaris» является исходным, поскольку все виды, характеризующиеся им, стоят в начале соответствующей секции. Наиболее характерным для рода *Acanthophyllum* s. s., является астероидный тип, возможно, возникший из типа Beta vulgaris. Это предположение подтверждается примером *A. stenostegium* (рис. 7), где тип Beta vulgaris в ходе онтогенеза сменяется астероидным. Что же касается типа с перевернутыми пучками, то его развитие непосредственно из астероидного, видимо, прослеживается даже на разных анатомических срезах с одного экземпляра растений. Наименее ясен «нормальный» тип,

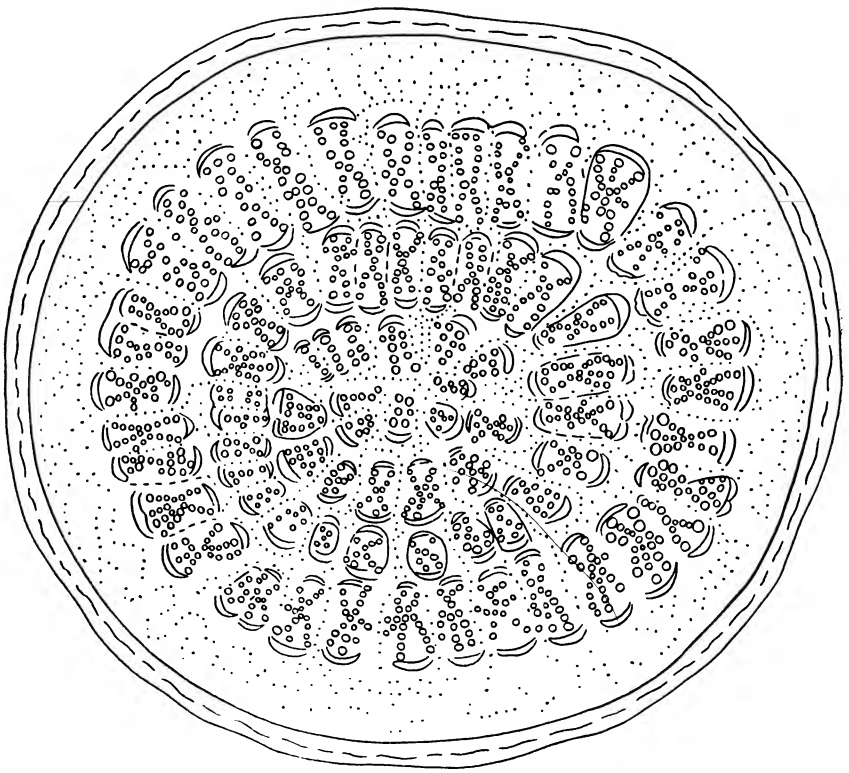


Рис. 5. Поперечный срез корня *Allochrusa gypsophiloides* (Rgl.) Ovcz. et Czuk. (тип 4)

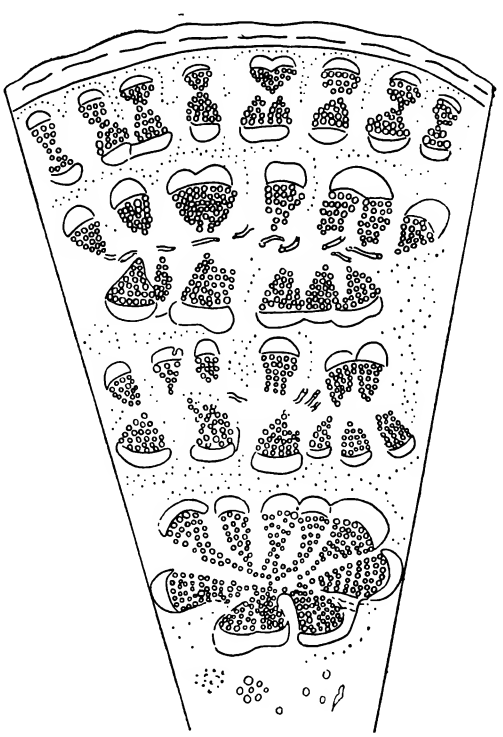


Рис. 6. Поперечный срез корня *Acanthophyllum microcephalum* Boiss. (тип 3).

по которому имеется недостаточный материал. Нормальный тип строения корня у *A. sordidum* показывает, что он ближе к секции *Turbinaria*.

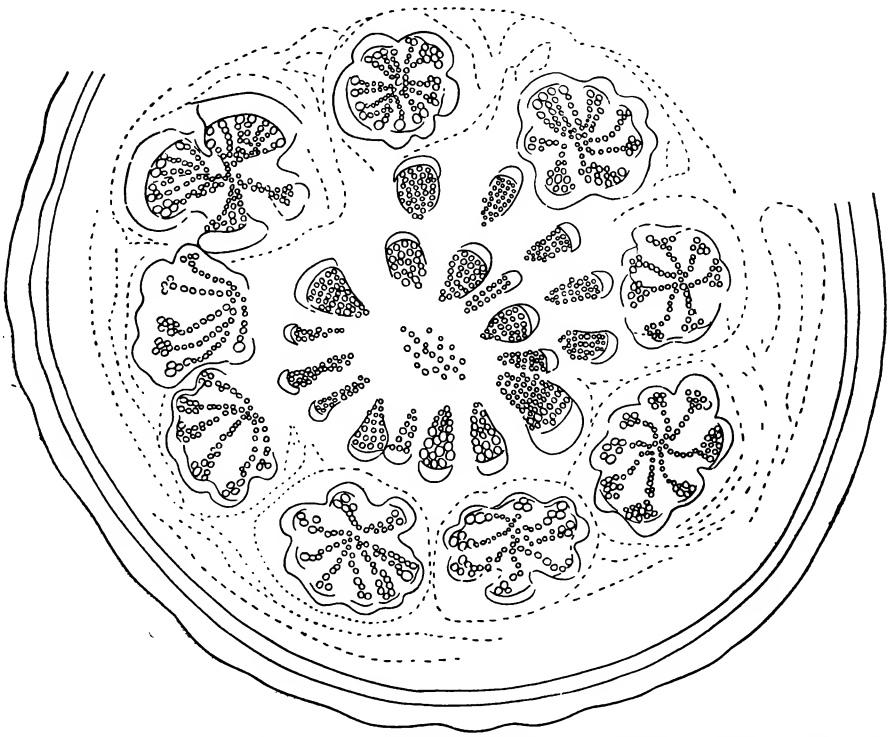


Рис. 7. Поперечный срез корня *Acanthophyllum stenostegium* Freyn. (тип 5).

Использовать признак строения корней для разграничения родов *Acanthophyllum* и *Allochrusa*, к сожалению, нельзя. Но для диагностики видов, использование этого признака необходимо.

ЛИТЕРАТУРА

Арциховский В. М. (1928). Рост саксаула, анатомическое строение его и свойства. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XIX, 4. — Ильин М. М. (1946). Энтомофилия в сем. *Chenopodiaceae*, ее распространение и значение. Сов. бот., XIV, 4. — Ниязов Б. Н. (1962). К вопросу анатомо-морфологического строения стебля туркестанского мыльного корня *Acanthophyllum gypsophiloides* Regel. Узбекск. биол. ж., 4. — Ниязов Б. Н. (1963). Анатомо-морфологическая характеристика подземных органов туркестанского мыльного корня *Acanthophyllum gypsophiloides* Regel. В сб.: Вопросы биологии и краевой медицины, 4. Ташкент. — Ниязов Б. Н. (1965). Анатомо-морфологические особенности *Acanthophyllum gypsophiloides* Regel (туркестанский мыльный корень) и локализация сапонинов в его тканях. Автореф. канд. диссер. — Пирогов В. К. (1961). Анатомические особенности корней гипсолюбки в связи с обитанием в скальных условиях. Бот. ж., 46, 8. — Радкевич О. Н. (1926). Развитие склеренхимы в осевых органах Среднеазиатских гелиофитов. Бюлл. Ср.-Аз. гос. унив., 14. — Сагатов С. С. (1966). Сапониноносные растения Узбекистана. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Яцыно А. И. (1969). Фармакологическое исследование сапонина из качима тихоокеанского — гипсозида. Автореф. канд. диссерт. — Joshi A. C. (1937). Some salient points in the evolution of the secondary vascular cylindr of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae*. Amer. j. bot., 24, 1. — Metcalfe C. R. a. C. Chalk. (1950). Anatomie der Dicotyledons. 1—2. — Solereder H. (1899). Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Ein Handbuch der laboratoren der wissenschaftlichen und angewandten Botanik.

Московский государственный
педагогический институт
им. В. И. Ленина
и
Всесоюзный научно-исследовательский
институт лекарственных растений
(ВИЛР),
Московская область.

(Получено 4 VI 1971).

УДК 582.26 : 627.8 (575.4)

Ш. И. Коган, Х. С. Садыков и З. В. Дубаева

ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ ОБ АЛЬГОФЛОРЕ ВОДОЕМОВ ПРИКАРАБОГАЗЬЯ И ЮЖНОГО УСТЮРТА (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ ТУРКМЕНИЯ)

SH. I. KOGAN, KH. S. SADYKOV AND Z. V. DUBAEVA. FIRST DATA ON THE ALGOFLORA OF WATER-BODIES IN KARA-BOGAZ-GOL VICINITIES AND SOUTH USTYURT (NORTH-WEST TURKMENIA)

Изучались водоросли соленых озер, родников, дождевых луж и колодцев Прикарабогазья и Южного Устюрта. Всего в этих водоемах обнаружено 111 видовых и внутривидовых таксонов водорослей. Для ультрагалинных водоемов приводится 19 видов и форм синезеленых водорослей; некоторые из них для подобных местообитаний указываются впервые. Обнаруженные здесь довольно многочисленные диатомовые рассматриваются как случайные, заносные.

Способность синезеленых существовать в условиях насыщенных солевых растворов рассматривается как убедительное доказательство большой древности этой группы автотрофных низших растений.

Весной 1968 г. нам удалось собрать небольшой альгологический материал из водоемов Прикарабогазья и Южного Устюрта. Район этот трудно доступен и в ботаническом отношении изучен очень слабо. Водоемов здесь мало. Это немногочисленные соленые озера, малодебитные солоноватые родники, эфемерные дождевые лужи на такырах и редкие колодцы. Об альгофлоре этих водоемов до сих пор ничего не было известно, если не считать некоторых отрывочных сведений о нескольких водорослях залива Кара-Богаз-Гол, имеющихся в работах А. А. Остроумова (1897) и А. Д. Пельша (1936).

Всего нами было собрано и обработано 20 альгологических проб, представляющих собой скопления водорослей в виде «плюшек» на поверхности воды, пленки на самосадочной соли на дне водоема, налеты на камнях и илистом дне. Кроме того, были обработаны три пробы, собранные на Южном Устюрте весной 1966 г. ботаником Э. М. Сейфулиным.

Ниже дается краткое описание водоемов и перечень встреченных в них водорослей.

Озера

Водоем 1. Соленое озеро при въезде в пос. Бекдаш. Мелкое, распадается на множество луж. Берега и дно песчаные, покрыты слоем соли. Уд. вес воды в разных местах от 1.13 до 1.21. Температура воды 26 апреля была 10°. Под слоем самосадочной соли оказались пленки синезеленых, в которых преобладали: *Oscillatoria margaritifera, Spirulina major, Lyngbya aestuarii* и несколько других видов осцилляторий. Довольно много хроококковых: *Synechococcus elongatus, Gloeocapsa targida, G. minuta, Microcystis pulverea* и др. Обнаружены также представители ностоковых — *Nostoc muscorum, Nodularia harveyana, Anabaena* sp. (ster.).

Диатомовых определено 30 видов и разновидностей, большая часть их мезогалобы и галофилы: *Synedra tabulata, Navicula salinarum, N. halophila, Stauroneis salina, Rhopalodia musculus, Nitzschia gradifera, N. obtusa, N. hungarica* и др.

Водоем 2. Соленое озеро Шестое (в нескольких километрах к северо-западу от пос. Бекдаш). На этом озере стоит завод по добыче сульфата патрия. Рапа закачивается в озеро из залива Кара-Богаз-Гол по трубам. В момент нашего посещения (27 IV 1968) озеро было сухим, по дну ходили машины с солью. В нескольких местах по дну имелись лужи, возможно, дождевые. Температура воды в лужах была 11°, уд. вес воды 1.13—1.18. Под солевыми корками здесь обнаружены три вида синезеленых: *Synechococcus aeruginosus, Phormidium corium* и *Microcoleus chthonoplastes*. Из диатомовых встречены такие пресноводные виды (ин-

дифференты), как *Synedra ulna*, *Cymbella ventricosa* и мезогалоб — *Amphora coffeaeformis*.

Водоем 3. Соленое озеро у дороги из пос. Бекдаш на оз. Шестое. Озеро небольшое (площадь менее 1 кв. км), мелкое. Вода имела зеленоватый оттенок, но просмотр планктонной пробы показал отсутствие водорослей. Уд. вес воды 1.25. Анализ рапы показал следующее: сумма солей 426 г/л при преобладании ионов хлора (209.9 г/л) и натрия (120.2 г/л). Достаточно много ионов SO_4 (67.2 г/л) и Mg (23.7 г/л).

Под коркой соли на дне обнаружено два вида синезеленых — *Synechococcus aeruginosus* и *Gloeocapsa turgida*. Из диатомовых, наряду с такими морскими и солоновато-морскими формами, как *Achnanthes brevipes*, *Diploneis splendida*, *D. bombus* var. *minor*, встречены индифферентные виды — *Amphora veneta*, *Diploneis ovalis*, *Hantzschia amphioxys*, *Stauroneis anceps*.

Водоем 4. К этой же категории ультрагалинных водоемов можно отнести обширные лужи на солончаке Казахлы под южным чинком Устюрта, хотя, конечно, озерами эти водоемы назвать нельзя. Слой воды здесь до 20 см, температура воды в 12 час. дня 2 мая 1968 г. была 29°, уд. вес — 1.20, pH = 7.5.

Под корками самосадочной соли оказались зеленоватые пленки, в составе которых определены следующие синезеленые: *Synechococcus aeruginosus*, *Aphanothece salina*, *Phormidium tenue*, *Spirulina labyrinthiformis*, *Oscillitoria amphibia*, *O. kuetzingiana* f. *crassa*. Диатомовые здесь не обнаружены. Из этих луж Н. П. Масюк (1969) описала новый вид *Dunaliella* — *D. turcomanica*. По ее данным, здесь присутствуют и другие виды *Dunaliella*.

Принято считать, что состав водорослей в ультрагалинных водоемах довольно пестрый и случайный (Порецкий и Анисимова, 1930; Порецкий, 1940; Прошкина-Лавренко, 1950; Блюмина, 1957). Однако, как видно из табл. 1, этого нельзя сказать в отношении синезеленых, обнаруженных нами в соленых озерах северо-западной Туркмении. Многие из них приводятся для соленых озер Сибири (Воронихин, 1932; Попова, 1946), Кавказа (Воронихин, 1926), Западного Узбоя (Коган, 1959), для залива Кара-Богаз-Гол (Остроумов, 1898), для некоторых соленых водоемов США (Flowers, 1934; Weber, 1967) и др. Только в отношении таких видов, как *Synechococcus aeruginosus, S. elongatus* и *Phormidium corium* нет указаний на приуроченность их к ультрагалинным водоемам. Первый указывается для солоноватых вод и горячих источников, остальные два вида приводятся только для пресноводных местообитаний и почв (Голлербах и др., 1953; Smith, 1950; Starmach, 1966).

Из табл. 1 видно, что наиболее разнообразен состав синезеленых в озере № 1, но это можно объяснить возможными колебаниями солености воды в разных частях озера. В озерах № 2 и № 3 встречено наименьшее количество видов, но здесь рапа настолько насыщена, что нахождение даже этих двух-трех видов является неожиданным. Ф. Гесснер (Gessner, 1959) приводит для Мертвого моря (сумма солей 268.8—326.6 г/л) всего три вида водорослей (*Dunaliella viridis*, *Aphanocapsa litoralis*, *Aphanothece halophytica*), но при этом указывает, что они найдены только в несколько опресненной зоне водоема, вблизи устьев рек.

В водоеме № 4 (на солончаке Казахлы) обнаружено шесть видов синезеленых, в большинстве своем типичных обитателей соленых водоемов. Так Гесснер (1959) приводит *Phormidium tenue* в качестве одного из «экстремальных галофилов», способных расти при предельных концентрациях солей (стр. 443). *Osillatoria kuetzingiana* f. *crassa* приводится Н. Н. Воронихиным (1926) для горько-соленых озер в окрестностях Пятигорска, а *O. amphibia* указывается А. Д. Пельшем (1936) для Кара-Богаз-Гола.

Кроме синезеленых в трех исследованных ультрагалинных водоемах были обнаружены диатомовые. Несмотря на преобладание среди них морских и солоноводно-морских форм, они не рассматриваются нами как

ТАБЛИЦА 1

Распределение синезеленых водорослей по соленым озерам

Водоросль	Водоемы			
	1	2	3	4
Synechococcus aeruginosus	—	+	+	+
S. elongatus	+	—	—	—
Microcystis pulverea	+	—	—	—
Aphanothece salina	—	—	—	+
Gloeocapsa turgida	+	+	+	—
Gl. minuta	+	—	—	—
Nostoc muscorum	+	—	—	—
Anabaena sp.	+	—	—	—
Nodularia harveyana	+	—	—	—
Oscillatoria amphibia	+	—	—	+
O. margaritifera	+	—	—	—
O. kuetzingiana f. *crassa*	—	—	—	+
O. brevis	+	—	—	—
Phormidium corium	—	+	—	—
Ph. tenue	—	—	—	+
Spirulina major	+	—	—	—
Sp. labyrinthiformis	—	—	—	+
Lyngbya aestuarii	+	—	—	—
Microcoleus chthonoplastes	—	+	—	—
Всего видов	12	3	2	6

типичные обитатели ультрагалинных водоемов, а являются скорее заносными. Об этом говорит как факт нахождения среди них целого ряда индифферентных форм (что было отмечено выше), так и то, что многие из них присутствовали в наших пробах в виде пустых створок. В цитированной выше сводке Гесснер указывает, что только синезеленые, бактерии и флагелляты способны жить и размножаться в концентрированных солевых растворах. Указания Фолкани (Volcani) на нахождение в Мертвом море целого ряда диатомовых Гесснер считает сомнительными, так как «мы не знаем диатомовых, которые могли бы жить в таких концентрированных солевых растворах» (стр. 440).

Родники

1. Родник, текущий по дну оврага на северо-западном берегу Кара-Богаз-Гола. 28 апреля 1968 г. Дебит очень незначительный, вода образует небольшой ручей среди выцветов солей и кристаллов гипса. В пленках водорослей на дне оказались различные нитчатые синезеленые: *Phormidium frigidum*, *Ph. laminosum*, *Ph. fragile*, *Ph. tenue*, *Spirulina maior*, а также хроококковые — *Gloeocapsa turgida* и *Aphanothece* sp. Как видно из перечня, почти все виды характерны для минерализованных вод. Среди определенных видов диатомовых также преобладали мезогалобы или галофилы: *Achnanthes brevipes*, *Rhopalodia gibberula*, *Mastogloia smithii* var. *amphicephala*. Обнаруженную здесь пресноводную *Denticula elegans* следует считать заносной.

2. Родник Депме (4 пробы). Расположен под южным чинком в нескольких километрах к западу от колодца Депме. По берегам выцветы солей и галофиты (*Aeluropus litoralis*, *Halocnemum strobilaceum*). Здесь единственная в этом районе роща гребенщика *Tamarix* sp. Дебит источника незначительный, течение слабое, слой воды в несколько сантиметров. Температура воды 1 мая 1968 г. была 32°, уд. вес — 1.01, вкус горько-солоноватый. Дно илистое со щебнем.

Водорослевая растительность родника Депме характеризуется сильным развитием пленок, окрашенных в разные цвета (черные, белесые,

красноватые и др.) и местами затягивающих всю поверхность небольших разливов вдоль ручья. Изучение этих пленок показало, что они состоят в основном из нитчатых синезеленых. Здесь обнаружены: *Anabaena variabilis, A. variabilis* f. *rotundospora, A. hallensis, Nodularia harveyana* и *N. harveyana* f. *sphaerocarpa, Nostoc linckia, Cylindrospermum* sp., *Oscillatoria brevis, O. amphibia, O. acuminata, Phormidium ambiguum, Ph. fragile, Ph. foveolarum, Ph. frigidum* и др. Как видно из этого списка, в экологическом отношении состав довольно пестрый. Обращает на себя внимание полное отсутствие водорослей пор. *Chroococcales*, а также обилие видов пор. *Nostocales.*

Кроме синезеленых, обильно развивалась нитчатая желтозеленая *Tribonema minus.* Что касается диатомовых, то их определено более 20 видов. Преобладают мезогалобы — *Navicula halophila, N. salinarum, Amphora coffeaeformis* var. *angularis* f. *curta, Nitzschia dubia* и др., но в значительной массе встречены и такие пресноводные виды, как *Cymbella ventricosa* и *Synedra acus* var. *angustissima.*

3. Родник вблизи пос. Кошоба, 11 мая 1966 г. (сборы Э. М. Сейфулина). Здесь обнаружены только диатомовые, из которых преобладала галофильная *Amphora veneta*, довольно часто встречались *Pinnularia cardinaliculus* (редкий пресноводный вид) и широко распространенный, также пресноводный вид *Nitzschia frustulum* var. *acuta.* Из мезогалобов найдены *Navicula digitoradiata* var. *angustior* и *Achnanthes brevipes* var. *intermedia.* Хотя мы и не располагаем данными о химическом составе воды описанных выше родников, но по составу водорослей можно уверенно сказать, что все они относятся к категории солоноватоводных. Да и трудно ожидать здесь выклинивания пресных грунтовых вод.

Дождевые лужи на такырах

Об альгофлоре этих эфемерных водоемов пустыни нет почти никаких сведений. Можно было только предполагать, что, как и на такырах (Болышев, 1955; Голлербах и др., 1956), здесь должны господствовать нитчатые синезеленые, главным образом из порядка *Oscillatoriales.*

1. Лужа на такыре по дороге на Кара-Богаз-Гол, 25 апреля 1970 г. Пленка на дне состояла из трех видов синезеленых: *Phormidium foveolarum, Ph. uncinatum, Pseudoanabaena papillaterminata.*

2. Лужа на такыре по дороге из Туара в Чагыл, 30 апреля 1968 г. В пленке на поверхности воды здесь оказались: *Ph. autumnale* (основная масса), *Ph. fragile, Ph. jadinianum.*

3. Лужа на такыре по дороге от пос. Кизил-Кия на Красноводск, 6 мая 1968 г. Пленка на поверхности воды состояла из трех видов *Phormidium* (*Ph. autumnale, Ph. foveolarum, Ph. valderiae*). Кроме того, здесь присутствовали *Microcoleus chthonoplastes* и *Lyngbya martensiana.* Последние два вида указывают на повышенную минерализацию воды в этой луже.

4. Дождевая яма на такыре в 9 км к западу от кол. Чагыл, 14 мая 1966 г. (сборы Э. М. Сейфулина). Из синезеленых здесь оказались *Ph. foveolarum* и *Lyngbia aestuarii.* Встречено два вида десмидиевых — *Cosmarium biretum* и *C. venustum*, что весьма необычно для подобного рода водоемов. Диатомовых определено девять видов, из них только один мезогалоб — *Achnanthes brevipes*, остальные индифференты (*Navicula cuspidata* и *N. cuspidata* var. *ambigua, Nitzschia gracilis, Pinnularia mesolepta* f. *angustata* и др.).

Дождевые ямы представляют собой более глубокие и менее эфемерные водоемы. Об этом свидетельствует и состав альгофлоры, приведенный выше.

В целом альгофлора дождевых луж характеризует слабую степень минерализации поверхностных вод такыров, что подтверждается и литературными данными (Кунин, 1959).

ТАБЛИЦА 2

Систематический список водорослей, обнаруженных в водоемах северо-западной Туркмении

Вид и форма	Соленые озера	Родники	Лужи	Колодцы
CYANOPHYTA				
Synechococcus aeruginosus Näg.	+	—	—	—
S. elongatus Näg.	+	—	—	—
Merismopedia glauca (Ehr.) Näg.	+	—	—	—
Aphanothece salina Elenk. et Danil.	+	—	—	—
Gloeocapsa turgida (Kütz.) Hollerb.	+	+	—	+
G. minuta (Kütz.) Hollerb.	+	—	—	—
Nostoc linckia (Roth) Born. et Flah. f. *linckia*	—	+	—	—
N. muscorum Ag.	+	—	—	—
Anabaena variabilis Kütz. f. *variabilis*	—	+	—	—
A. variabilis f. *rotundospora* Hollerb.	—	+	—	—
A. hallensis (Jancz.) Born. et Flah.	+	—	—	—
Anabaena sp.	+	—	—	—
Cylindrospermum sp.	—	+	—	—
Nodularia harveyana (Thwait.) Thur. f. *harveyana*	+	+	—	—
N. harveyana f. *sphaerocarpa* (Born. et Flah.) Elenk.	—	+	—	—
Pseudoanabaena papillaterminata (Kissel.) Kukk	—	—	+	—
Oscillatoria brevis (Kütz.) Gom.	—	+	—	—
O. acuminata Gom.	—	+	—	—
O. amphibia Ag. f. *amphibia*	+	+	—	—
O. amphibia f. *tenuis* (Anissim.) Elenk.	—	—	—	+
O. animalis Ag.	—	—	—	+
O. acutissima Kuff.	+	—	—	+
O. salinarum Collins f. *minor*	—	—	—	+
O. kuetzingiana Näg. f. *crassa* (Woronich.) Elenk.	+	—	—	—
O. margaritifera (Kütz.) Gom.	+	—	—	—
Spirulina major Kütz.	—	—	+	—
S. labyrinthiformis (Menegh.) Gom.	+	—	—	—
Phormidium frigidum F. E. Fritsch	—	+	—	—
Ph. laminosum (Ag.) Gom.	+	—	—	—
Ph. fragile (Menegh.) Gom.	—	+	+	—
Ph. tenue (Menegh.) Gom.	+	+	+	—
Ph. ambiguum Gom.	—	+	—	—
Ph. foveolarum (Mont.) Gom.	—	+	+	+
Ph. corium (Ag.) Gom.	+	—	—	—
Ph. autumnale (Ag.) Gom.	—	—	+	—
Ph. valderiae (Delp.) Geitl.	—	—	+	—
Ph. uncinatum (Ag.) Gom.	—	—	+	—
Ph. jadinianum Gom.	—	—	+	—
Lyngbya aestuarii (Mert.) Liebm.	+	+	+	—
L. martensiana Menegh.	—	—	+	—
L. kuetzingii (Kütz.) Schmid. f. *ucrainica* (Schirsch.) Elenk.	—	—	+	—
Microcoleus chthonoplastes (Fl. Dan.) Thur.	+	+	+	—
XANTHOPHYTA				
Tribonema minus Hazen	—	+	—	—
BACILLARIOPHYTA				
Cyclotella comta (Ehr.) Kütz.	—	+	—	—
Fragilaria construens (Ehr.) Grun. var. *venter* (Ehr.) Grun.	+	—	—	—
Synedra acus (Kütz.) f. *genuina* May.	—	+	—	—
S. acus Kütz. var. *angustissima* Grun.	—	+	—	—
S. ulna (Nitzsch) Ehr.	+	—	—	—
S. tabulata (Ag.) Kütz.	+	—	—	—
S. pulchella (Ralfs) Kütz.	+	—	—	—
Cocconeis placentula Ehr. var. *euglypta* (Ehr.) Cl.	+	—	—	—
Achnanthes brevipes Ag. var. *brevipes*	+	—	+	—
A. brevipes Ag. var. *intermedia* (Kütz.) Cl.	—	+	—	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид и форма	Соленые озера	Родники	Лужи	Колодцы
A. delicatula (Kütz.) Grun.	+	—	—	—
Mastogloia smithii Thw. var. *lacustris* Grun.	+	—	—	—
M. smithii Thw. var. *amphicephala* Grun.	+	+	—	—
Diploneis aff. *splendida* (Greg.) Cl.	+	—	—	—
D. bombus Ehr. var. *minor* Cleve	+	—	—	—
D. ovalis (Hilse) Cl.	+	—	—	—
Stauroneis salina W. Sm.	+	—	—	—
S. anceps Ehr. var. *gothica* A. Cleve	+	—	—	—
Navicula cuspidata Kütz. var. *cuspidata*	—	—	+	—
N. cuspidata var. *ambigua* (Ehr.) Grun.	—	—	+	—
N. digitoradiata Greg. f. *angustior* Grun.	—	+	—	—
N. halophila (Grun.) Cl.	+	+	—	—
N. salinarum Grun. f. *intermedia* (Grun.) Cl.	+	+	—	—
N. placentula (Ehr) Grun. f. *placentula*	—	+	—	—
N. placentula f. *rostrata* May.	—	+	—	—
N. pygmaea Kütz.	+	—	—	—
N. cryptocephala Kütz.	+	+	—	—
N. radiosa Kütz. var. *tenella* (Bréb.) Grun.	—	+	—	—
Pinnularia mesolepta (Ehr.) W. Sm. f. *angustata* Cl.	—	—	+	—
P. interrupta W. Sm. f. *minor* Boye P.	—	—	+	—
P. cardinaliculus Cl.	—	+	—	—
P. debilis (Pant.) A. Cl. f. *interrupta* V. H.	—	+	—	—
P. intermedia Lagerst.	+	—	—	—
Caloneis silicula (Ehr.) Cl. f. *intermedia* May.	—	+	—	—
Gyrosigma scalproides (Rabenh.) Cl.	—	+	—	—
Amphora coffeaeformis Ag. var. *coffeaeformis*	+	—	—	—
A. coffeaeformis var. *angularis* V. H.	—	+	—	—
A. veneta Kütz.	+	+	+	—
A. ovalis Kütz.	+	—	—	—
A. commutata Grun.	+	—	—	—
A. holsatica Hust.	+	—	—	—
Cymbella ventricosa Kütz. f. *ventricosa*	+	—	—	—
C. ventricosa Kütz. f. *genuina* May.	—	+	—	—
C. lacustris (Ag.) Cl. f. *typica* May.	—	+	—	—
C. microcephala Grun.	+	—	—	—
C. pusilla Grun. var. *uzboica* Kog.	+	—	—	—
Denticula elegans Kütz.	—	+	—	—
Rhopalodia musculus (Kütz.) O. Müll.	+	—	—	—
R. gibberula (Ehr.) O. Müll.	—	+	—	—
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	+	+	—	—
Nitzschia obtusa W. Sm. var. *obtusa*	+	—	—	—
N. obtusa var. *scalpelliformis* Grun.	+	—	—	—
N. hungarica Grun.	+	—	—	—
N. amphibia Grun.	+	—	—	—
N. palea (Kütz.) W. Sm. var. *palea*	+	+	—	—
N. palea var. *tenuirostris* Grun.	—	+	—	—
N. gradifera Hust.	+	—	—	—
N. ovalis Arn.	—	+	—	—
N. dubia W. Sm.	—	+	—	—
N. salinarum Grun.	—	+	—	—
N. frustulum (Kütz.) Grun. var. *subsalina* Hust.	—	+	—	—
N. apiculata (Greg.) Grun.	—	+	—	—
N. vitrea Norm.	—	+	—	—
N. thermalis (Kütz.) Grun. var. *intermedia* Grun.	—	+	—	—
N. communis Rabenh. var. *abbreviata* Grun.	—	+	—	—
CHLOROPHYTA				
Cosmarium biretum Bréb.	—	—	+	—
C. venustum (Bréb.) Arch.	—	—	+	—

Колодцы

1. Колодец Доунгра в 7 км к северо-востоку от кол. Чагыл. Небольшая заболоченность у сруба, налеты. 30 апреля 1968. Здесь оказалось несколько нитчатых синезеленых: *Ph. tenue*, *Ph. foveolarum*, *Oscillatoria*

animalis, O. acutissima, O. amphibia f. *tenuis, O. salinarum* f. n.? Встречена также *Gloeocapsa turgida.*

2. Колодец Депме под южным чинком Устюрта. 1 мая 1968. На бетонных стенках колодца налет, в котором удалось определить *Ph. foveolarum* и *Nitzschia hungarica.*

3. Колодец Кяфигшем под южным чинком Устюрта. 29 мая 1966 (сборы Э. Сейфулина). На обломках камней зеленый налет, который образует *Lyngbya kuetzingii* f. *ucrainica.*

Конечно, материал по колодцам слишком фрагментарен, но своеобразие этих местообитаний придает определенный интерес этим скудным данным.

Всего в изученных водоемах обнаружено 111 видовых и внутривидовых таксонов водорослей. Как видно из табл. 2, к синезеленым относится 43, к желтозеленым 1, к диатомовым 65 и к зеленым 2. Из редких видов можно указать на *Oscillatoria salinarum*, найденную у кол. Доунгра. Этот вид до сих пор известен в СССР только из причерноморских озер и лиманов (Кондратьева, 1968). Наши экземпляры отличаются более тонкими трихомами и заслуживают выделения в новую форму. Из редких видов диатомовых, кроме уже упомянутой *Pinnularia cardinaliculus*, укажем *Diploneis bombus, D. splendida, Nitzschia gradifera.*

Определенный экологический интерес представляет обнаружение в ультрагалинных озерах значительного количества синезеленых, из числа которых *Synechococcus aeruginosus, S. elongatus* и *Phormidium corium* до сих пор в подобных местообитаниях не были известны.

Способность синезеленых водорослей произрастать в столь экстремальных условиях, какими являются насыщенные солевые растворы, так же как и их обитание в горячих источниках, служит убедительным доказательством большой древности этого удивительного отдела низших растений.

Приводим список видов и форм водорослей, встреченных нами в исследованных водоемах (табл. 2).

ЛИТЕРАТУРА

Блюмина Л. С. (1957). Водоросли соленых Соль-Илецких озер. Бот. журн., 42, 6. — Болышев Н. Н. (1955). Происхождение и эволюция почв такыров. — Воронихин Н. Н. (1926). Очерк растительности горько-соленых озер в окрестностях Пятигорска. Тр. Бальнеолог. инст., III. — Воронихин Н. Н. (1932). К биологии соляных озер Сибири. Тр. Бот. муз. АН СССР, 25. — Голлербах М. М., Е. К. Косинская, В. И. Полянский. (1953). Синезеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР, 2. — Голлербах М. М., Л. Н. Новичкова и Н. В. Сдобникова. (1956). Водоросли такыров. В кн.: **Такыры Западной Туркмении и пути их** сельскохозяйственного освоения. — Коган Ш. И. (1959). Материалы по альгофлоре озер Западного Узбоя. ИАН Туркм. ССР, 1. — Кондратьева Н. В. (1968). Синьо-зелені водорості — *Cyanophyta*, II. Визначник прісноводних водоростей Укр. РСР, I. — Кунин В. Н. (1959). Местные воды пустынь и вопросы их использования. — Масюк Н. П. (1969). Новий вид роду *Dunaliella* Teod. Укр. бот. журн., 2. — Остроумов А. А. (1897). Зоологические исследования. В сб.: Карабугазский залив. — Пельш А. Д. (1936). Гидробиология Карабугаза. Тр. Солян. лабор. АН СССР, 5. — Попова Т. Г. (1946). К познанию альгофлоры водоемов северной Хакассии. I. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биолог., 1. — Порецкий В. С. (1940). Диатомовые соленых озер Барабинских степей (Западная Сибирь). Уч. зап. ЛГУ, 62, сер. биолог., 14. — Порецкий В. С. и Н. В. Анисимова. (1930). К биологии соленых водоемов в окрестностях г. Бердянска. Тр. II гидролог. съезда в Ленинграде, III. — Прошкина-Лавренко А. И. (1950). Диатомовые водоросли соленых Артемовских озер. Бот. журн., 1. — Flowers S. (1934). Vegetation of the Great Salt Lake region. Bot. gaz., 95. — Gessner F. (1959). Hydrobotanik. II. — Smith G. M. (1950). The freshwater *Algae* of the United States. — Starmach K. (1966). *Cyanophyta.* Sinice, 2. — Weber E. E. (1967). Bluegreen algae from a Massachusetts salt marsh. Bull. Torrey Bot. Club, 94, 2.

Институт ботаники
Академии наук
Туркменской ССР,
г. Ашхабад.

(Получено 23 X 1970).

УДК 581.527 (571.6)

Т. И. Нечаева

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И НОВЫХ ВИДАХ ДЛЯ ФЛОРЫ СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

T. I. NECHAEVA. ON SOME SPECIES RARE OR NEW FOR THE FLORA OF SOVIET FAR EAST

В сообщении приводятся 4 вида, новых для флоры Дальнего Востока, указываются новые местонахождения для некоторых редких растений, а также восстанавливаются в составе флоры Советского Союза несправедливо игнорируемые в отечественной литературе 2 вида камчатской флоры.

В течение нескольких лет (1968—1971) автор проводила флористические исследования в различных районах Дальнего Востока: в Приморском крае, на о. Сахалине и на п-ове Камчатке. В связи с обработкой некоторых родов для «Определителей» региональных флор нами изучены гербарии Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР (БПИ, Владивосток) и Ботанического института АН СССР (БИН, Ленинград). В результате определения собственных сборов, а также неопределенных сборов других коллекторов нам удалось расширить сведения об ареалах некоторых дальневосточных растений и выявить новые виды для флоры советского Дальнего Востока. Некоторые из последних являются заносными растениями, другие — аборигенами, играющими ничтожную роль в растительном покрове.

Приводим перечень видов.

Lycopodium chinense Christ. — Камчатка, Усть-Большерецкий район, пос. Паужетка, в ольшаннике, 13 июля 1969 г., Т. Нечаева. Указан для Приморья, Сахалина и Курил. На Камчатке найден впервые.

Glyceria fluitans (L.) R. Br., приведенная нами для Сахалина (Нечаева, 1969), должна именоваться *G. plicata* Fries. Растение занесено из западных районов СССР.

Corydalis pauciflora (Steph.) Pers. — о. Парамушир, верхняя дорога по направлению к бухте Утесной, 26 июня 1954 г., Короткевич (герб. БИН). Вид, новый для флоры Курильского архипелага. Известна с Камчатки, из Охотии и Арктики.

Draba kurilensis (Turcz.) N. Busch. — Камчатка, Усть-Большерецкий район, пос. Паужетка, гора Крутая, по тундровым участкам на выс. 850 м, 26 июля 1969 г., Т. Нечаева. Определил А. И. Толмачев. Вид, новый для флоры Камчатки. Ранее отмечался для Сахалина и Курил.

Saxifraga redowskiana Sternb. — Камчатка, Быстринский район, пос. Эссо, перевал на горе Улегиндэ, на сыром месте на выс. 1000 м, 30 августа 1969 г., Т. Нечаева; там же, каменистая тундра у подножья Ичинского вулкана, 9 августа 1970 г., Т. Нечаева. Этот вид отождествлялся В. Л. Комаровым (Комаров, 1929) с *S. dahurica*. Гербарных образцов последнего вида с Камчатки мы не видели в отечественных травохранилищах. *S. redowskiana* не указана для п-ова Камчатки и в более поздних флористических сводках (Ворошилов, 1966; Hulten, 1969). Для о. Карагинского приводится по литературным данным (Ворошилов и др., 1971) *S. dahurica*. Мы склонны думать, что и в данном случае *S. redowskiana* могла быть принята за *S. dahurica*. К сожалению, какие-либо сборы этих близких видов из центральных и южных районов Камчатки, а также с прилегающих островов в гербариях совершенно отсутствуют.

Chrysosplenium wrightii Franch. et Sav. — Камчатка, Восточное побережье, Петропавловский район, 1927 г., Т. Галактионова (герб. БИН); № 2572, там же, перевал Палана — Панкара, 1000 м, редко, 16 августа 1930 г., П. Т. Новограбленов. Это растение не отмечалось с достоверностью для флоры Камчатки. В. Л. Некрасова при обработке рода *Chrysos-*

plenium L. отмечает этот вид для Камчатки, основываясь на неизвестных сборах Райта: «Найдено Райтом, участником Североамериканской экспедиции под начальством Рингольда и Роджерса в 1855 г. на западном берегу Камчатки» (Некрасова, 1915).

Гультен (Hulten, 1929) высказывает предположение, что *Ch. wrightii* был собран на Сахалине, Иессо или Курильских островах и исключает его из флоры Камчатки (цит. по «Флоре СССР», IX том, 1939).

В. Л. Комаров (1929) также не указывает *Ch. wrightii* для флоры п-ова Камчатки. Он высказывает предположение о возможном нахождении его Райтом только в окрестностях г. Петропавловска, где побывала экспедиция Рингольда и Роджерса. На самом же деле, *Ch. wrightii*, видимо, остался неясным для Комарова. Сборы Галактионовой, по всей вероятности, ему были известны до написания им «Флоры Камчатки». Очевидно, он согласился с ошибочным определением сборов самим коллектором (как *Ch. kamtschaticum* Fisch.). Сборы Новограбленова определены Комаровым как *Ch. alternifolium* L. Трудно допустить, чтобы *Ch. wrightii* был собран Райтом на западном побережье. Имеющиеся в БИНе образцы собраны в окр. Петропавловска и, вероятнее всего, близ Панкары. Позже, при обработке рода *Chrysosplenium* L. для флоры СССР, А. С. Лозино-Лозинская на основании неопределенности во взглядах отдельных исследователей исключает вообще *Ch. wrightii* из состава флоры Советского Союза. Японский монограф Хара (Hara) восстанавливает этот вид во флоре Камчатки (Hara, 1957), не обосновывая это, однако, гербарными сборами. Гультен, исключив *Ch. wrightii* из камчатской флоры в 1929 г., позднее его восстанавливает (Hulten, 1969). Мы считаем, что *Ch. wrightii* с необходимостью и вполне справедливо должен быть включен в списки растений п-ова Камчатки, а сборы его с этой территории крайне желательно пополнить новыми.

Ch. ramosum Maxim. — о. Кунашир, 8 мая 1931 г. (этикетка на японском языке, герб. БПИ), ошибочно определен как *Ch. kamtschaticum* Fisch. Растение собрано в цветущем состоянии и красные диски цветков его наглядно доказывают принадлежность образцов к *Ch. ramosum*. Для Курильских островов указывается впервые. Этот вид ошибочно отмечался для флоры о. Сахалина (Sugawara, 1940). Изображаемое Сугаварой растение (стр. 1088, табл. 499) под названием *Ch. ramosum* на самом деле должно именоваться *Ch. grayanum*, многочисленные сборы которого мы уже приводили (Нечаева, 1969). Ови (Ohwi, 1965), по всей вероятности, повторил ошибку Сугавары, отмечая *Ch. ramosum* для Сахалина. Последний должен быть исключен из сахалинской флоры за недостоверностью фактов.

Potentilla bifurca L. — № 1117, Хабаровский край, Комсомольский район, с. Верхняя Экань, скалы берега Амура, 29 августа 1966 г., С. Шлотгауэр. Это растение для Дальнего Востока приводится впервые. Заносное. Ранее (Комаров и Клобукова-Алисова, 1932, рис. 2) под этим названием приводилась для флоры советского Дальнего Востока *P. semiglabra* Juz. В месте нахождения оба вида произрастают совместно и были собраны Шлотгауэр под одним номером.

В. Л. Комаров предполагал нахождение *P. bifurca* и на Камчатке: «Это широко распространенное в Сибири растение часто становится сорным. Оно, может быть, найдется еще, например, у Тигиля, где известна целая группа сибирских сорняков» (Комаров, 1929). Однако заносной на Камчатке оказалась *P. semiglabra*, неопределенные сборы которой хранились в БИНе еще с 1849 г. (№ 62, Kamschatka, Malka, 1849, Dr. Stubendorf). Недавно это растение было собрано севернее указанного местонахождения — Камчатка, Быстринский район, окр. пос. Эссо, долина р. Быстрой-Козыревской в 12 км ниже поселка. Скалы над дорогой, 10 сентября 1969 г., Н. Пробатова.

Potentilla hookeriana Lehm. — указана для флоры Камчатки Гультеном (Hulten, 1969). Ранее все образцы этого вида относились отечественными флористами к *P. uniflora* Ledeb. Тщательные наблюдения в при-

роде, а также ревизия гербарных образцов привели нас к мысли, что на Камчатке произрастают оба вышеуказанные вида, причем *P. hookeriana* более обычна, *P. uniflora* более редка. Мы считаем, что эти виды лучше всего различать по соцветиям (ветвистое и многоцветковое у *P. hookeriana*, одноцветковое — у *P. uniflora*). Кроме того, стебли у *P. hookeriana* часто имеют красноватую окраску и достигают более значительных размеров (до 30 см выс.), а у *P. uniflora* (по нашим наблюдениям) не превышают 5—10 (15) см. Мы полагаем, что вид *P. vulcanicola* Juz. должен быть отнесен в синонимы не к *P. uniflora* (Ворошилов, 1966; Hulten, 1969), а к *P. hookeriana*. Многочисленные образцы *P. vulcanicola*, хранящиеся в гербарии БИНа, габитуально больше напоминают *P. hookeriana*, чем *P. uniflora*, среди них не обнаружены одноцветковые формы. Приводим перечень образцов из гербария БИНа, относимых нами к *P. hookeriana* (это название в отечественных сводках по флоре Дальнего Востока не упоминается даже в синонимах): Камчатка, с. Еловка, скала Асклок, 26 июня 1929 г., П. Т. Новограбленов; бассейн р. Камчатки, правый берег р. Еловка, 5 км выше с. Еловка. Обрыв. 9 сентября 1930 г., Г. И. Карев. В гербарии БПИ имеются следующие образцы этого вида: Камчатка, Быстринский район, пос. Эссо, подъем на горе Улегиндэ, тундра на высоте 1000 м, 30 августа 1969 г., Т. Нечаева; в 8 км от Эссо, на сухих скалах, 18 июля 1970 г., она же; там же, Перевал Гаргачан, скалы в долине р. Быстрой, 1 августа 1970 г., она же; там же, тундра у подножья Ичинского вулкана, 9 августа 1970 г., она же; там же, юго-западнее Эссо, каменистая тундра невдалеке от верховьев р. Хлебной, 12 августа 1970 г., она же. *P. uniflora* собрана нами в Усть-Большерецком районе, в пос. Паужетка, на горе Крутой по тундровым участкам на выс. 850 м, 14 и 26 июля 1969 г. В гербарии БПИ имеются также образцы этого вида с о. Карагинского (Камчатка, о. Карагинский, верховье р. Гнунваям, гора Туманная, 13 августа 1969 г., П. Горовой и Н. Гурзенков).

Potentilla intermedia L. — Приморский край, Хасанский район, у железной дороги на ст. Приморская, 11 августа 1963 г., Т. Нечаева (герб. БПИ). Занесена с запада, это первая находка данного растения для флоры Дальнего Востока.

Potentilla reptans L. — Приморский край, Ханкайский район, у р. Синтухэ, по склонам у с. Дворяновка, 14 августа 1962 г., П. Горовой и Н. Гурзенков; там же, Пограничный район, с. Барабаш-Левада, долина р. Синтухэ, июнь 1969 г., В. Нечаев (герб. БПИ). Заносное, новинка для флоры советского Дальнего Востока.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Ворошилов В. Н., Н. Н. Гурзенков, П. Г. Горовой. (1971). К флоре острова Карагинский (Камчатская область). В кн.: Биологические ресурсы суши Севера Дальнего Востока. — Комаров В. Л. (1929). Флора полуострова Камчатки. — Комаров В. Л. и Е. Н. Клобукова-Алисова. (1932). Определитель растений Дальневосточного края. — Лозина-Лозинская А. С. (1939). Род *Chrysosplenium* L. Флора СССР. IX.— Некрасова В. Л. (1915). Род *Chrysosplenium* L. Флора Азиатской России, 7. — Нечаева Т. И. (1969). Новые флористические находки на острове Сахалине. Бот. ж., 54, 1. — Hara H. (1957). Synopsis of the Genus *Chrysosplenium* (*Saxifragaceae*). — Hulten E. (1929). Flora of Kamtchatka and the adjacent Islands. Kungl. svenska vet. akad. handl., III. — Hulten E. (1969). Flora of Alaska and Neighboring Territories. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan. — Sugawara Sh. (1940). Illustrated flora of Saghalien, III.

Биолого-почвенный институт,
Владивосток.

(Получено 17 VIII 1971).

УДК 581.527 (47+57) : 582.542.1

В. В. Тверетинова

О РЕДКОМ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР РАСТЕНИИ *FESTUCA TENUIFOLIA* SIBTH.

С 3 рисунками

V. V. TVERETINOVA. ON *FESTUCA TENUIFOLIA* SIBTH.—A PLANT RARE FOR THE FLORA OF THE U. S. S. R.

На основании разностороннего изучения в природе, на опытном участке и в лаборатории дается детальное описание морфологических особенностей, анатомической структуры листа и мест произрастания редкого вида злака флоры СССР *Festuca tenuifolia* Sibth. (*F. capillata* Lam.). Сообщается число хромосом 2n=14. В культуре (Харьковская область, Змиевской район, с. Гайдары) этот вид цветет в утренние часы, чем существенно отличается от других украинских видов овсяниц из секции *Ovinae* Fr., цветущих в послеполуденное время. Выявлен ритм цветения — порционный или пульсирующий (в разгар цветения).

Овсяница тонколистная *Festuca tenuifolia* Sibth. (*F. capillata* Lam.) — довольно распространенный в Западной Европе вид из группы интравагинальных овсяниц секции *Ovinae* Fr.

Во «Флоре СССР» (II, 1934) и «Флоре УССР» (II, 1940), а также в обоих изданиях «Определителя растений Украины» (1950, 1965) этот вид не упоминается; для юго-востока европейской части СССР указывает его Р. Ю. Рожевиц (1928) под синонимом *F. capillata* Lam. (как разновидность *F. ovina* spec. coll.).

Первым на территории Украины собрал образцы этого вида львовский ботаник К. А. Малиновский, определивший их как *F. capillata* Lam. По его гербарным образцам, собранным в 1949 г. в окрестностях поселка Воловец Закарпатской области, А. Г. Константиновой (1968) был сделан анализ анатомического строения листовой пластинки. М. И. Бедей (1967) включает этот вид в список карпатских овсяниц, а В. И. Комендар (1968) публикует краткую заметку о произрастании его в Раховском районе Закарпатской обл., с. Росишка. Н. Н. Цвелев (1970) в «Списке растений Гербария флоры СССР» сообщает о хранящихся в Гербарии Ботанического института АН СССР (БИН) гербарных экземплярах *F. tenuifolia* Sibth., собранных в 1904 г. Д. И. Литвиновым в верховьях Волги, но оставшихся не определенными (Калининская обл., Старицкий район, в бору близ с. Высш. Городище).

При просмотре узколистных овсяниц в гербариях БИНа и некоторых украинских университетов (Харьков, Ужгород, Львов) нами были обнаружены гербарные образцы *F. tenuifolia* Sibth. (хранившиеся в этих гербариях под неправильными названиями) из следующих пунктов: Закарпатская обл. — с. Верхн. Водяное Раховского района (Игошина!) и с. Невицкое Ужгородского района (коллектор неизвестен!); Черновицкая обл. — с. Черновка близ Садгоры (Константинова, Светикова, Плахута!). Во время экспедиционных исследований в Карпатах в 1967 г. мы обнаружили *F. tenuifolia* Sibth. в Ивано-Франковской обл. в окрестностях пос. Ворохты (рис. 1).

Таким образом, факт произрастания на территории СССР этого западноевропейского вида является полностью доказанным. Но так как *F. tenuifolia* Sibth. у нас является чрезвычайно редким видом, а в отечественной литературе нет для него даже морфологического описания, имеющийся в нашем распоряжении живой и гербарный материал был подвергнут детальному разностороннему изучению, результаты которого излагаются в данной статье.

F. tenuifolia Sibth. была обнаружена нами в Карпатах в окрестностях Ворохты на высоте около 800 м над ур. м. на пологом склоне южной экспозиции, где на вырубках буково-елового леса она выступает доминантом в ассоциации Festuca tenuifolia Sibth.+Nardus stricta L. Аспект в момент обследования (17 VII) был сизовато-зеленый. Общее покрытие —

90%. На площадке 10 кв. м было отмечено несколько молодых берез, ив, осин, 1 ель, а также *Vaccinium vitis-idaea* L. и *V. myrtillus* L. Моховый покров слабо развит. Видовой состав травяного покрова ассоциации: *F. tenuifolia* Sibth. (30%), *Nardus stricta* L. (15%), *Agrostis tenuis* Sibth. (10%), *Briza media* L., *Luzula silvatica* (Huds.) Gaud., *Potentilla aurea* L., *Hypochaeris glabra* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. Зерновки *F. tenuifolia* Sibth. находились в фазе молочно-восковой спелости. Из этого местообитания был взят гербарный и семенной материал, а также дерновины с землей для посадки на опытный участок кафедры высших растений Харьковского университета в с. Гайдары Змиевского района Харьковской области.

Анатомическое строение листовой пластинки овсяниц имеет первостепенное значение для разграничения видов этого рода. В известной сводке

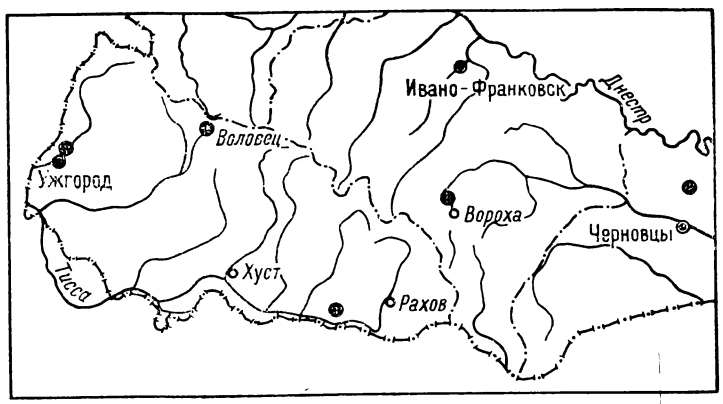


Рис. 1. Местонахождения *Festuca tenuifolia* Sibth. в Украинских Карпатах.

по анатомии злаков Меткафа (Metcalfe, 1960) для *F. tenuifolia* Sibth. цитируется в основном работа британских авторов Бэра и Тернер (Burr, Turner, 1933). Довольно подробно характеризуют анатомическое строение этого вида Штор (Stohr, 1955) и Хуберд (Hubbard, 1968).

Нами был произведен анализ анатомического строения второго сверху листа 2—5 вегетативных побегов из 20 гербарных образцов по обычной методике с приготовлением препаратов в глицерине. Рисунки были сделаны при помощи рисовального аппарата РА-4. У О. тонколистной листья обычно сложены вдоль средней жилки. На внутренней (адаксиальной) поверхности имеется только 1 ребро туповато-треугольной формы и 2 бороздки, на дне которых располагаются 3—4 мелких тонкостенных моторных клетки. Преимущественно на этой же поверхности листа находятся устьица и короткие трихомы (рис. 2, *В*). Проводящих пучков 5 (7), все они свободно лежат в паренхиме листа, не соединяясь со склеренхимой, которая чаще образует сплошное субэпидермальное абаксиальное полукольцо из 1—2 (3) слоев клеток механической ткани (рис. 2, *А*). Собранный в природе гербарный материал оказался неоднородным: листья мелких гербарных образцов из сел Воловец и Невицкое почти все имели разорванный слой склеренхимы. Листья более крупных образцов из других местонахождений и наш исходный материал из Ворохты примерно на 75% имели непрерывный слой склеренхимы, у остальных листьев он был более или менее разорван (рис. 2, *Б*). Изменчивость анатомических показателей проявлялась в изменении числа проводящих пучков, в степени развития склеренхимы и, в связи с этими признаками, в очертаниях листовой пластинки на поперечном срезе — почти овальной при сплошном полукольце или с бороздками по бокам (в засушенном состоянии), если склеренхима распадается на отдельные тяжи (рис. 2, *А, Б*).

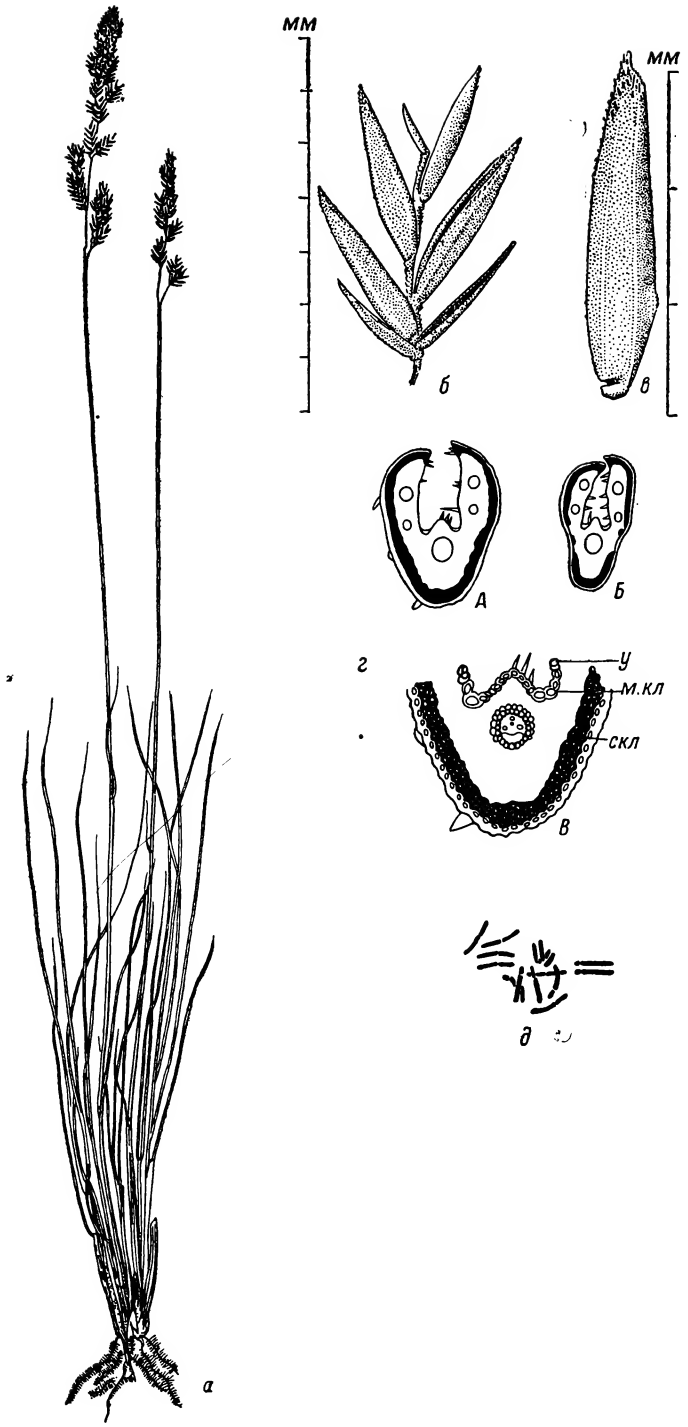


Рис. 2. Овсяница тонколистная *Festuca tenuifolia* Sibth.

а — общий вид растения; *б* — колосок; *в* — цветок; *г* — схематические рисунки анатомического строения листовой пластинки (поперечные разрезы): *А*, *Б* — листовой пластинки, *В* — средней жилки; *скл* — склеренхима; *м. кл* — моторные клетки; *у* — устьица; *д* — метафазная пластинка из кончика корешка (2n=14).

Для О. тонколистной обычно приводится число хромосом 2n=14 (Nakajama,[1] 1930 г.; Church,[1] 1936; Brandberg, 1949; Hubbard,[1] 1954 г., 1968; Jenkin, 1955, и др.). Только Уотсон (Watson, 1958), несколько лет изучавшая кариологию некоторых видов британских овсяниц из секции *Ovinae*, обнаружила у О. тонколистной 2 хромосомные расы с 2n=14 и 28.

Мы производили подсчет числа хромосом на давленых препаратах в меристематических клетках корешков проростков на 5—7-й день после посева в чашки Петри; препараты окрашивались по Фёльген-Шиффу; рисунки сделаны при помощи рисовального аппарата РА-4. Популяция О. тонколистной из Ворохты оказалась диплоидной — 2n=14 (рис. 2, *д*). При проращивании одна из зерновок дала 2 проростка, которые развивались почти синхронно. Перенесенное в землю растение из двухзародышевой зерновки оказалось вполне жизнеспособным и в настоящее время растет в нашей коллекции на участке.

Наблюдения над О. тонколистной на опытном участке кафедры (с. Гайдары) проводилось в течение 3 вегетационных сезонов 1968—1970 гг. К концу апреля дерновины О. тонколистной достигают высоты 5—10 см, в начале мая начинается трубкование, в последней декаде мая—первой декаде июня происходит цветение; в 1968 г. оно началось 20 мая, в 1969 г. — 2—3 июня, в 1970 г. — 28—29 мая, цветение на участке длится около 10 дней.

В литературе мы не нашли данных о цветении О. тонколистной. Цветение мы фиксировали по методике, достаточно уже описанной в литературе (Пономарев, Турбачева, 1962; Прокудин и др., 1969). Во время цветения проводилось измерение температуры и относительной влажности воздуха затененным психрометром Августа.

О. тонколистная до цветения имеет сжатые метелки, на которых за 1—2 дня до цветения веточки начинают отклоняться в стороны. Первые раскрытые цветки появляются в верхней трети соцветия. В первые 3 дня происходит цветение и опыление большинства цветков в соцветии. На 4-й и 5-й день после начала цветения раскрываются последние верхушечные цветки в колосках; в это время веточки метелки, начиная с верхушки, прижимаются к оси и соцветие снова становится сжатым.

На нашем участке О. тонколистная при нормальных погодных условиях обычно цвела с 7—8 часов утра в течение 2—3 часов. От появления едва заметной щели между цветковыми чешуями до полного раскрывания цветка, когда лопасти рылец отгибаются в стороны, а пыльники повисают на тычиночных нитях и пыльца начинает высыпаться, проходит обычно 10—15 минут; цветок остается открытым 1.5—2 часа.

У О. тонколистной мы наблюдали порционный характер цветения (Пономарев, Турбачева, 1962), при котором на соцветиях отмечаются так называемые взрывы или порции цветения — почти одновременное раскрывание многих цветков. Эти порции цветения в начале и в конце суточного хода могут наступать через 30 и более минут, а во время периода интенсивного цветения они происходят чаще — через 10—15 минут, и тогда цветение имеет характер пульсации — как только полностью раскроется предыдущая группа цветков, появляются щели в цветках следующей порции.

График на рис. 3 характеризует (в количественном отношении) нормальный режим цветения 5 соцветий 7 июня 1969 г., когда погода была сухой и теплой; отдельные взрывы или порции цветения обозначались пиками на кривой числа раскрытых цветков.

У других видов овсяниц из секции *Ovinae* Fr. мы наблюдали послеполуденное цветение у *F. pseudovina* Hack., *F. vallesiaca* Schleich., *F. rupicola* Heuff. (*F. sulcata* Hack.), *F. callieri* Kern., *F. taurica* Kern., *F. saxatilis* Schur, *F. supina* Schur, *F. beckeri* Hack., *F. laeviuscula* Klok., *F. glauca* Lam. и некоторых других.

[1] Цитируется по справочнику «Хромосомные числа цветковых растений».

У О. тонколистной всего лишь 2 раза, 4 и 5 июня 1969 г., мы наблюдали сдвиг цветения на вторую половину дня, что было вызвано дождливой погодой в первой половине дня.

В 1969 и 1970 гг. при параллельном изучении цветения *F. tenuifolia* Sibth. и *F. supina* Schur мы наблюдали явление биологической изоляции этих двух близких видов. Вторая из них начинает цвести после 13 часов — через 2 часа после того как закроются все цветки О. тонколистной. О. тонколистная — слабопротерандричный злак. В условиях опытного участка она обычно цветет с 7—8 часов утра в течение 2—3 часов в температурных границах 15—24° и при относительной влажности воздуха 63—90%.

В заключение даем полное описание этого редкого вида нашей флоры (морфологический анализ проведен на 22 гербарных образцах).

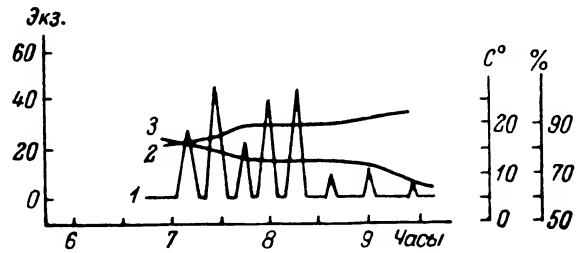


Рис. 3. Порционное цветение *Festuca tenuifolia* Sibth. 7 июня 1969 г.

1 — число раскрывшихся цветков; *2* — температура воздуха; *3* — относительная влажность воздуха (в %).

О. тонколистная — *Festuca tenuifolia* Sibth. (1794), Fl. Oxon. 44. — *F. capillata* Lam. (1778), Fl. Franc. 3 : 597. nom. illeg. — *F. ovina* ssp. *eu-ovina* var. *capillata* (Lam.) Hack. (1882), Monogr. Fest. : 85. — *F. ovina* ssp. *capillata* (Lam.) Hegi (1908), Ill. Fl. Mitteleur. 1 : 331. — *F. ovina* var. *capillata* (Lam.) Hack. Рожевиц (1928), Фл. юго-востока европ. ч. СССР, 2 : 204.

Многолетнее плотнодерновинное растение, зеленое, с легким сизоватым оттенком в засушенном состоянии. Генеративные побеги многочисленные, (10)30—45(52) см выс., стройные, прямостоячие, с 2—3 узлами и листовыми пластинками длиной 2—4 см. Стебель шероховатый от коротких шипиков только под соцветием или по всей длине. Вегетативные побеги имеют по 3—5 зеленых листьев с волосовидными плотно вдоль сложенными листовыми пластинками. Наиболее развитый лист вегетативного побега (обычно второй сверху) имеет листовую пластинку (6)10—15(22) см дл. и (0.2)0.3—0.35(0.45) мм в диам., на поперечном срезе овальную, реже с бороздками с двух сторон возле средней жилки (в засушенном состоянии). Проводящих пучков 5(7), склеренхима лежит сплошным или прерванным слоем под наружным (нижним) эпидермисом. Листовые пластинки заостроенные на верхушке, снаружи при верхушке или по всей длине с короткими шипиками. Язычок почти незаметный, с округлыми ушками. Влагалища открыты до основания, 1.5—3 (3.7) см выс., соломенно-желтые, шероховатые или голые; прошлогодние остатки влагалищ коричневые блестящие. Метелка продолговатая, прямая, до и после цветения плотно сжатая, (1.5)3.5—6(7.5) см. дл., с коротенькими веточками; колоски продолговатые или эллиптические, (3.5)4.5—6 мм дл., 3—4-цветковые. Колосковые чешуи шиловидно заостренные, неравные, кожистые, точечно-шероховатые, изредка на верхушке и по краю с шипиками. Нижняя колосковая чешуя 1.5—2 мм дл., с одной жилкой; пленчатая по краю верхняя колосковая чешуя (1.8) 2—2.5 (3.1) мм дл., с 3 жилками. Нижняя цветковая чешуя ланцетная, (2.6)—3 (3.5) мм дл. (измеряется второй снизу цветок в колоске), у основания на спинке округлая, у вершины килеватая, с редкими шипиками и 5 жилками, лучше заметными на внутренней поверхности цветковой чешуи. Ость на нижней цветковой чешуе отсутствует или имеется очень короткое заострение до 0.1—0.2 (0.4) мм дл. Пыльники (1)—1.5 (2) мм дл., желтые или фиолетовые; 2n=14. В культуре сохраняет основные морфологические признаки.

Произрастает на бедных песчанистых и суглинистых почвах, на солнечных сухих склонах, на опушках и полянах. От близких видов *F. ovina* L. s. str. и *F. supina* Shur отличается несколько меньшими размерами во всех частях и отсутствием ости. Вероятно, благодаря послед-

нему признаку этот вид большинством коллекторов был определен как *F. amethystina* L. O. аметистовая произрастает в Карпатах на обнажениях и характеризуется сизовато-зеленой окраской, она больше и грубее во всех частях, ее нижняя цветковая чешуя 4.5—5 мм дл. (а у O. тонколистной — 3 мм), диаметр листовой пластинки 0.5—0.7 мм, высота влагалищ листьев вегетативных побегов 4—6 (7) см.

ЛИТЕРАТУРА

Бедей М. И. (1967). Овсяничники Festuceteа Украинских Карпат и их эколого-биологическая характеристика. Автореферат канд. диссерт. — Комендар В. І. (1968). Про знахідку костриці волохатої (*Festuca capillata* Lam.) на Закарпатті Укр. бот. ж., 25, 6. — Константінова А. Г. (1968). Ключ до визначення українських костриць за анатомічними ознаками. Укр. бот. ж., 25, 1. — Пономарев А. Н., Т. П. Турбачева. (1962). Взрывчатое и порционное цветение злаков. ДАН СССР, 146, 6. — Прокудін Ю. М., Л. П. Слюсаренко, В. В. Тверетінова, М. Г. Каленіченко. (1969) Строки і добові ритми цвітіння дикорослих злаків як можливі таксономічні ознаки. Укр. бот. ж., 26, 6. — Рожевиц Р. Ю. (1928). Флора юго-востока европейской части СССР. II. — Список растений гербария флоры СССР. (1970), 18, вып. 99—102. — Brandberg B. (1949). On the chromosome numbers of some species of *Festuca* sect. *Ovinae*. Ark. for Bot., 33B, 3. — Burr S., D. M. Turner. (1933). British Economic Grasses their Identification by the Leaf Anatomy. — Hackel E. (1882). Monografia Festucarum Europaearum. — Hubbard C. E. (1968). Grasses. — Jenkin T. J. (1955). Interspecific and Intergeneric Hybrids in Herbage Grasses. XII. *Festuca capillata* in Grasses. Journ. of Genetics, 53, 1. — Metcalfe C. R. (1960). Anatomy of the Monocotyledons. I. *Gramineae*. — Stohr G. (1955). Der Formenkreis der *Festuca ovina* L. im Mitteldeutchen Trockengebiet. Wissenschaft. Zeit. der Martin-Luter-Univers. Halle—Wittenberg, 4, 4. — Watson P. J. (1958). The distribution in Britain of diploid and tetraploid races within the *Ovina* Group. New Phytologist, 57, 1.

Научно-исследовательский
институт биологии
Харьковского
государственного университета.

(Получено 9 IV 1971).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.14 : 581.4 : 581.46 (048)

Г. А. Комар

О ПРИРОДЕ НИЖНЕЙ ЗАВЯЗИ

С 1 рисунком

G. A. KOMAR. ON THE NATURE OF INFERIOR OVARY

В статье разбираются различные точки зрения на природу нижней завязи, начиная с XIX в. до наших дней. Отстаивается возможность нескольких способов образования нижней завязи, но подчеркивается, что большей частью нижняя завязь образуется в результате конгенитального срастания цветковых придатков с плодолистиками и гораздо более редко — в результате обрастания плодолистиков осевой тканью. Для определения природы нижней завязи необходимо, по мнению автора, использовать и данные васкулярной анатомии, и данные онтогенеза и гистогенеза, и данные тератологии в их совокупности.

Природа нижней завязи была спорным вопросом со времени Линнея, было создано много гипотез, часто очень противоречивых. И сейчас, спустя много лет, хотя сведения, касающиеся природы нижней завязи, значительно расширились, полемика не прекращается. Последний наиболее полный обзор по этому вопросу принадлежит Дуглас (Douglas, 1957), но после этого появилось много отдельных работ, авторы которых придерживаются различных точек зрения.

На современном этапе противостоят друг другу две теории: одна из них (аппендикулярная) предполагает прогрессивное филогенетическое слияние оснований чашелистиков, лепестков и тычинок друг с другом, а затем с завязью; другая (рецептакулярная или осевая) предполагает, что завязь погружена в ткань цветоложа. Некоторые авторы (например, Parkin, 1955) считают, что возможен только первый путь; другие, как Тролль (Troll, 1957), считают, что возможен только второй. Кроме того, большая группа исследователей, о которых речь пойдет ниже, полагает, что оба пути образования нижней завязи возможны.

Создателем аппендикулярной гипотезы считается Декандоль (De Candolle, 1813), впервые наиболее ясно ее сформулировавший. Декандоль рассматривал нижнюю завязь как результат срастания оснований элементов чашечки, лепестков, тычинок и «плодников». Срастание это относится ко времени рождения органа (цит. по переводу Шиховского, 1838—1839).

Идеи Декандоля получили большое распространение в России, упомянем работы П. Ф. Горянинова (1827, 1841), М. А. Максимовича (1828), П. Перелыгина (1828), И. З. Шиховского (1837, 1853). Забытая одно время аппендикулярная гипотеза Декандоля была возрождена и развита Ван-Тигемом (Van Tieghem, 1868, 1878), который показал, что нет принципиальной разницы между верхней, полунижней и нижней завязью, есть только различие в степени срастания частей цветка. В отличие от Декандоля, Ван-Тигем допускал наличие нижней завязи осевого происхождения, хотя и считал это редким явлением. Ван-Тигем (Van Tieghem, 1878) впервые, на основе анализа строения проводящей

системы гипантия у *Rosa*, показал, что нижняя часть этого гипантия осевого происхождения, а верхняя — аппендикулярного. Позже анализ бокаловидного цветоложа *Rosa* осуществил Бонье (Bonnier, 1881) и подтвердил точку зрения Ван-Тигема. Ван-Тигем делает важный вывод, что по наличию характерных анатомических признаков (в данном случае наличие у *Rosa* двух систем сосудистых пучков и поворота в ходе пучков, происшедшего таким образом, что ксилемы пучков внутреннего и внешнего кругов обращены друг к другу) можно судить об осевой или аппендикулярной природе органа. В своей работе Ван-Тигем (Van Tieghem, 1878) также указывает, что при формировании махровости цветков *Rosa* в осевой части изменений не происходит, изменяется лишь верхняя аппендикулярная часть цветка. Ван-Тигем отметил, что *Rosa* является исключением среди других *Rosaceae*, имеющих аппендикулярную природу нижней завязи. В дальнейшем это заключение подтвердили и другие исследователи (Jackson, 1934, и др.).

Одним из основоположников осевой теории считается Шлейден (Schleiden, 1837); исходя из данных онтогенеза цветка он считал, что нижняя завязь покрытосемянных является продолжением оси, т. е. по своему происхождению она целиком осевая, включая плаценты и перегородки гнезд. В свое время гипотеза Шлейдена вытеснила аппендикулярную гипотезу Декандоля. В дальнейшем сторонники гипотезы Шлейдена по разному ее развивали и совершенствовали. Так, Пейе (Payer, 1857), много занимавшийся онтогенезом растений, также считал, что нижняя завязь является по своему происхождению осевой, но ее верхняя часть («крышечка»), закрывающая полость завязи, а также столбик и рыльце состоят из ткани плодолистика. Со временем сравнительная морфология, анатомия и тератология внесли свои коррективы в эти представления, и другой сторонник гипотезы Шлейдена, Сакс (Sachs, 1870), уже допускал, что и плаценты могут быть образованы плодолистиками. Интересно, что Сакс считал возможным образование нижней завязи и путем срастания частей цветка, но рассматривал такую завязь не как нижнюю, а как эквивалентную верхней.

Все эти основные гипотезы вытеснила затем гипотеза Гебеля (Goebel, 1886, 1901, 1933), который критически разобрал положения Шлейдена и его сторонников и на основе своих исследований пришел к выводу, что нижняя завязь представляет собой осевой бокал, выстланный изнутри плодолистиками, наружная сторона которых срастается с цветочной осью.

Эта идея в общих чертах высказывалась до Гебеля Декеном (Decaisne, 1857) и Ноденом (Naudin, 1885), но известность получила благодаря Гебелю. Точка зрения Гебеля стала господствующей с конца XIX столетия. Ее поддерживали Энглер и Прантль (Engler u. Prantl, 1991), Челяковский (Čelakovsky, 1897), Дюшартр (Duchartre, 1891), Веттштейн (Wettstein, 1936) и др. В ГДР, ФРГ и Австрии, где большое значение придается изучению онтогенеза, многие исследователи и сейчас придерживаются концепции Гебеля.

Кроме вышеперечисленных гипотез, были и многие другие, опиравшиеся на данные онтогенеза: особняком среди них стоят гипотезы, связанные с пересмотром позиций в области «теории цветка»; иногда они используют уже существующие идеи, но в несколько ином освещении. Так, Мак-Леон Томсон (Thompson, 1934а, 1934б, 1935) выдвинул гипотезу в стиле Пейе, согласно которой нижняя завязь образуется при доминировании торального роста над апикальным, т. е. из чашеобразного разрастания тора — оси, так как цветок он рассматривал как укороченную ось, столбики как стерилизованные и стигматизованные тычинки и считал, что плодолистиков при этом вообще нет.

Грегуар (Grégoire, 1931, 1935, 1938) выступил со своеобразной гипотезой, по которой нижняя завязь рассматривается как структура «sui generis». Опираясь только на данные онтогенеза, Грегуар приходит к выводу, что репродуктивные органы и вегетативные органы — это про-

изводные двух родов меристем, совершенно различных; в связи с этим он отрицает всякие гомологии (в частности, он считает, что тычинка и плодолистики не имеют гомологов среди вегетативных органов), отрицает возможность преобразования вегетативного конуса в генеративный. Цветок он рассматривает как временный меристемоноситель. Это мнение поддерживается Плантефолем (Plantevol, 1949) и Ингардом (Engard, 1944). Многие анатомы совершенно справедливо критиковали эти гипотезы как не имеющие ничего общего с идеями эволюции (Arber, 1937; Esau, 1953; Первухина, 1957; Савченко, 1957; Eames, 1961; Василевская, 1962, и др.). Б. М. Козо-Полянский (1937) отмечал, что положения Томсона и Грегуара, основанные на онтогенетике, стоят в явном противоречии с морфологией и анатомией взрослых растений и с тератологией и ведут к таксономическому хаосу.

Разновидностью гипотезы Гебеля является позиция Лейнфельнера (Leinfellner, 1941), который также считал, что нижняя завязь есть результат срастания полой оси и плодолистиков, в ней заключенных. Он допускал также, что цветочная ось может проникать в центр цветка, так что возможна осевая чаша, выстланная снаружи и изнутри листовой тканью. Лейнфельнер принадлежит к школе Тролля (приверженца классической теории происхождения органов цветка), по которой плодолистики рассматриваются как пельтатное (щитовидное) образование — положение основательно и справедливо критикуемое Имсом (Eames, 1961) как ненужное и вносящее путаницу в морфологические понятия. Большим недостатком гипотезы Лейнфельнера является то, что он искал границу листа и оси, в то время как уже Гебель в 1886 г. указывал, что необычайно трудно, а во многих случаях совсем невозможно сказать, где кончается основание листа и начинается ось.

Очень своеобразной точки зрения придерживался Л. М. Кречетович (1952). Он считал, что при примитивной форме гинецея у розоцветных нижняя завязь образуется при простом плотном срастании плодолистиков с бокаловидно разросшимся цветоложем. А у сложноцветных (и это, по Кречетовичу, наиболее упрощенная и сложная форма, вершина эволюционного развития гинецея у покрытосемянных) в образовании нижней завязи участвует цветоложе, образующее полость завязи, и наравне с ним независимые плодолистики, из последних образуются крыша завязи, столбик и рыльце (мысль в какой-то мере общая с представлениями Пейе). Но Кречетович считал, что плодолистик — это не листовое образование, а осевое; тогда стенки завязи — это кладофицированные осевые образования. Кречетович — активный сторонник теломной теории — выступает против идеалистической, как он считает, концепции цветка как побега и частей цветка как метаморфозов листьев. Увлекаясь, он впадает в крайность, проводя резкую грань между вегетативными органами и органами воспроизведения и абсолютизируя различие между листом и побегом.

Исследования анатомии цветка в течение XX в., как свидетельствует Дуглас (1957), привели к тому, что был принят всеобщий взгляд, согласно которому внутренняя часть нижней завязи рассматривается как плодолистиковая, а наружная часть стенки завязи с точки зрения одних исследователей может явиться результатом срастания оснований элементов чашечки, лепестков и тычинок, или с точки зрения других — осевым бокалом. Таким образом, расхождения касаются природы наружной части стенки нижней завязи. Это же отмечал ранее и Пури (Puri, 1952), хотя он и впадал в неоправданный скептицизм, считая решение вопроса о природе нижней завязи с помощью васкулярной анатомии неразрешимой проблемой, так как термин «ось» и «лист», по его мнению, в свете современных исследований (в частности, Arber, 1950 г.) утратили свое морфологическое значение, став только описательными.

В своей работе Пури (1952) описывает несколько способов формирования нижней завязи: 1) когда зональный рост наиболее активен в периферических слоях основания цветочных органов; 2) когда зональный

рост наиболее активен в средних слоях, за пределами дифференциации ткани прокамбия (во внутренней зоне коры цветоложа или во внешних ее периферических слоях); 3) когда зональный рост наиболее активен в тех слоях цветоложа, которые расположены вовнутрь от района дифференциации прокамбия. В первом случае формируется завязь аппендикулярного происхождения, в третьем — завязь рецептакулярного происхождения с инвагинацией проводящих пучков. Обычно учитываются только эти два способа формирования завязи. Во втором же случае могут формироваться оба типа завязи, причем при формировании рецептакулярной завязи (за счет роста внутренних слоев коры) инвагинация пучков не произойдет и следовательно, нельзя будет, как считает Пури, с помощью васкулярной анатомии определить природу нижней завязи.

Пури возлагает надежды на гистогенетические и цитологические исследования, но Дуглас (1957), выступившая с большим критическим разбором литературы по нижней завязи, отмечает, что изучение гистогенеза и морфогенеза касается лишь онтогении цветка, тогда как сравнительная анатомия имеет дело с филогенией. Основываясь только на данных онтогенеза, можно впасть в ошибку, в которую уже впадали сторонники «онтогенетического метода».

Дуглас на целом ряде примеров демонстрирует, насколько оказалось ценным сравнительное изучение васкулярной анатомии при определении природы стенки нижней завязи. Пури также допускает, что изучение сосудистого скелета имеет большую ценность, когда используется со здравым смыслом.

Без сомнения при современном уровне знаний нельзя говорить о листе или об оси как об особых «дискретных» органах и тем более искать точные границы этих органов, но «отказ от прежних упрощенных представлений и понимание проблемы на новом уровне — во всей ее сложности — не должны приводить к позиции сомнения в ее разрешимости вообще» (Первухина, 1962). Один из наиболее крупных современных сторонников аппендикулярной теории Имс (Eames, 1931, 1961) на многих примерах очень последовательно и убедительно показывает, что изучение васкулярной анатомии может дать ясное представление об участии различных кругов цветка в образовании стенки нижней завязи. На важность изучения васкулярного скелета цветка, имеющего огромную филетическую ценность, указывает также Мозели (Moseley, 1968), отмечая, что у ряда исследователей есть ошибочная тенденция игнорировать ценность флоральной васкулярной системы изучаемых таксонов.

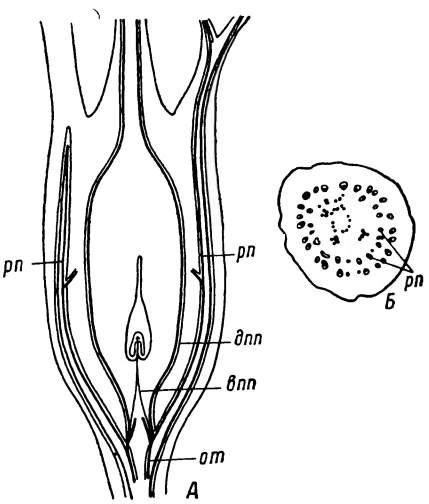
Н. В. Первухина (1970), соглашаясь с некоторыми выводами Пури, допускает такие типы строения цветка, в случае которых васкулярная анатомия не сможет помочь при решении вопроса о природе нижней завязи, но все же считает позиции Пури несколько утрированными. «Если вопрос об установлении точных границ цветоложа и боковых органов отпадает, — отмечает Первухина, — то возможность выяснения степени их большего или меньшего участия в формировании нижней завязи в конкретных случаях является вполне реальной». Нам представляется такая позиция наиболее верной.

Как отмечает Имс (1961), в последние десятилетия при значительно более высоком уровне знаний анатомии и онтогенеза и более широком понимании влияния конгенитального срастания на анатомическое строение и онтогенетическое развитие, стало очевидным, что нижняя завязь может формироваться двумя морфологически различными путями: 1) приращением придатков цветка и 2) вогнутостью верхушки (погружением семяпочек в осевую чашу), т. е. тот и другой путь возможен и они не исключают друг друга. Оба пути возникновения нижней завязи, по мнению Козо-Полянского (1950), исторически независимы. Все же, по-видимому, у большинства растений нижние завязи формируются путем приращения цветочной трубки к гинецею, второй же путь встречается лишь у представителей немногих родов и семейств в виде исключения. Такого взгляда придерживался Веленовский (Velenovsky, 1905—1910).

так же считают Ф. Смит и Е. Смит (F. Smith a. E. Smith, 1942a, б); Дуглас (1944, 1957), Б. Н. Замятнин (1951а, б), Б. Т. Матиенко (1954, 1957), Имс (1961), Н. В. Первухина (1962), П. М. Жуковский (1964), А. Л. Тахтаджян (1964).

Б. М. Козо-Полянский (1921, 1923) допускал еще и третий путь: самостоятельное прирастание к завязи тычинок и листочков околоцветника без предварительного срастания.

Нижняя завязь аппендикулярного происхождения описана в очень многих семействах: *Agavaceae, Araliaceae, Asteraceae, Bromeliaceae, Caprifoliaceae, Celastraceae, Compositae, Cornaceae, Ericaceae, Orchidaceae, Rubiaceae*, у большинства представителей *Rosaceae, Amaryllidaceae, Iridaceae, Juglans* (*Juglandaceae*), *Cucurbitaceae* и др. (F. Smith a. E. Smith, 1942a, б; Gauthier, 1950; Сенянинова-Корчагина, 1952; Матиенко, 1954, 1957; Douglas, 1957; Eames, 1961; Тахтаджян, 1964). Знаменательно то, что природа нижней завязи у представителей некоторых семейств, описанная сначала как осевая, стала трактоваться как аппендикулярная. Так, Н. В. Первухина, ранее рассматривавшая нижнюю завязь зонтичных как осевую, в дальнейшем решительно становится сторонником аппендикулярного происхождения нижней завязи зонтичных (Первухина, 1950а, б, 1953, 1957, 1962). Сторонниками аппендикулярного происхождении нижней завязи зонтичных являются и другие исследователи (Каден, Тихомиров, 1954; Тихомиров, 1958а, б; Sarkany, 1962). Другие примеры: Бюньон (Bugnon, 1926, 1928) считал, что природа стенки завязи *Begonia* исключительно осевая. Готье (Gauthier, 1950) же в своем очень тщательном исследовании убедительно показал, что в роде *Begonia* «основание чашелистиков приросло к основанию плодолистиков, образовав нижнюю завязь, полностью аппендикулярную». Довольно долго также считалось, что наружная мясистая часть яблока или груши является стеблевой по ее природе. «Однако сравнительные исследования анатомии цветка представителей сем. *Rosaceae* показали, что эта часть плода морфологически состоит из слившихся оснований наружных придатков» (Eames, 1961).



Диаграммы продольного (*А*) и поперечного (*Б*) срезов завязи *Darbya* (по F. Smith a. E. Smith, 1942 а, б).

рп — рекуррентные пучки; *дпп* — дорсальный проводящий пучок; *впп* — вентральный проводящий пучок; *от* — остаточная ткань.

Участие цветоложа в образовании нижней завязи было описано у очень немногих родов. Как уже упоминалось, Ван-Тигем (Van Tieghem, 1878), а позже Джексон (Jackson, 1934) описали такой случай у рода *Rosa*, а Смит (1928) описал подобное положение у *Callycanthus*. В обоих случаях нижняя завязь только наполовину является осевой, в верхней части она состоит из сросшихся оснований частей цветка, плодолистики почти свободные. Первый настоящий пример нижней завязи рецептакулярного происхождения, т. е. образовавшейся путем инвагинации цветоложа был описан у *Darbya umbellulata* из сем. *Santalaceae* (F. Smith a. E. Smith, 1942a, б) (см. рисунок).

На рисунке хорошо видно, что пучки наружного круга стенки завязи, поднимаясь сначала вверх до начала отделения частей околоцветника, затем поворачивают вниз, к морфологической вершине завязи. Поэтому на поперечном срезе получаются два круга пучков, один из которых (внутренний) имеет инвертированные пучки с ксилемой, обращенной кнаружи завязи.

Существенно, что инвагинация цветоложа была выявлена с помощью васкулярной анатомии. Этим еще раз подчеркивается плодотворность этого метода. В этом отношении интересны также статьи Буксбаума (Buxbaum, 1938, 1941, 1942), Б. Н. Замятнина (1951б), Бока (Boke, 1963) и особенно ученика Пури — Тиаги (Tiagi, 1955, 1961, 1963), которые подтверждают осевую природу нижней завязи *Cactaceae* и *Aizoaceae* на основании морфологического изучения и анатомического анализа. Дуглас (1957) считает, что у *Carya* и *Annamocarya* из сем. *Juglandaceae*, как и у *Darbya* из сем. *Santalaceae*, в отличие от *Juglans*, нижняя завязь рецептакулярного происхождения.[1] А. Л. Тахтаджян (1964) выражает сомнение в возможности такого положения. Он допускает, что нижняя завязь по типу *Darbya* может развиться в родственных семействах *Myzodendraceae* и *Loranthaceae* (F. Smith a. E. Smith, 1942a, б; Schaeppi a. Steindl, 1942, — цит. по: Тахтаджян, 1964), но считает мало вероятным наличие разных способов формирования нижней завязи в одном весьма естественном и гомогенном сем. *Juglandaceae*.

В одной из работ последних лет (Uhl, 1966) описано участие оси в образовании завязи у *Aristeyera spicata* (новая пальма): гинецей из трех спирально расположенных плодолистиков, в основании тесно и конгенитально приросших к расширенной центральной оси, в верхней же части завязи, выше расширения рецептакулы, плодолистики свободны — положение, напоминающее завязь *Calycanthus*.

Этим примеры нижней завязи рецептакулярного происхождения и ограничиваются. Впрочем, есть еще две работы последних лет, опубликованные представителями немецкой школы исследователей. Они основываются главным образом на данных онтогенеза и потому являются спорными (еще Ван-Тигем, Веленовский и Б. М. Козо-Полянский считали, что одна органогения не в силах решить вопрос о природе нижней завязи). Буннигер и Веберлинг (Bunniger, Weberling, 1968) считают гипантий у *Onagraceae* всецело осевым образованием; вторая работа принадлежит Клопферу (Klopfer, 1968), который отстаивает осевое происхождение нижней завязи у видов *Ribes*. Клопфер не считает особенности проводящей системы достаточно веским аргументом для определения природы нижней завязи. Полемизируя с Г. А. Комар (1967), Клопфер пишет что ее постулат о наличии рекуррентных пучков у рецептакулярно возникающей завязи является непрочным. Но этот постулат принадлежит не Комар, а Ван-Тигему, Веленовскому, Имсу и многим другим.

Какие же признаки принимаются как доказательства осевой природы нижней завязи целым рядом авторов? Согласно Смитам (F. Smith a. E. Smith, 1942, а, б), это следующие признаки.

1. Наличие рекуррентных пучков, т. е. пучков, которые, дойдя до верхней части завязи, поворачивают вниз к морфологической вершине цветоложа. Рекуррентные пучки являются результатом инвагинации цветоложа.

2. Образование вследствие этого двух кругов проводящих пучков, относящихся к наружной стенке завязи. Инвертированность проводящих пучков внутреннего круга — ксилема расположена абаксиально, флоэма — адаксиально.

3. Ответвление дорсальных и вентральных проводящих пучков плодолистиков от внутренних инвертированных тяжей, а не прямо от стелы в основании завязи, как это происходит в случае аппендикулярного происхождения.

4. Наличие остаточной васкулярной ткани: достигнув дна цветковой чаши, рекуррентные пучки могут или полностью исчезнуть, образовав

[1] Осевое происхождение нижней завязи у *Fagaceae* и *Juglandaceae* отстаивается также в работе Ленгдон (Langdon, 1939), но без достаточного анализа проводящей системы, на основе некоторых данных анатомии и онтогенеза. Этот автор рассматривает завязь *Fagaceae* и *Juglandaceae* как продукт совместного роста стебля и плодолистиков.

пучки плодолистиков, или же могут продолжаться дальше, направляясь вниз и заканчиваясь слепо, как остаток васкулярной ткани рецептакулы.

Надо еще добавить, что наличие инвертированности проводящих пучков, отходящих непосредственно к семезачаткам, что иногда имеет место, нельзя считать признаком осевого происхождения нижней завязи, так как эти пучки относятся к зоне плодолистиков, а не к наружной части стенки завязи. Поэтому надо очень осторожно подходить к оценке инвертированных пучков.

В противоположность осевой нижней завязи аппендикулярная нижняя завязь характеризуется параллельным ходом пучков, и, как правило, отсутствием инвертных и обратноидущих пучков. Доказательством аппендикулярной природы нижней завязи также считается раздельное заложение бугорков элементов цветка, плоская поверхность цветочной верхушки, хотя и заложение органов цветка в виде валика также возможно при аппендикулярном происхождении завязи. Так бывает при спайнолепестном околоцветнике (Замятнин, 1951а).

При определении природы нижней завязи имеет смысл обратить внимание на характер аномалий, так как известно, что в осевой части обычно изменений не происходит, изменяется лишь аппендикулярная часть цветка (Van Tieghem, 1878). Так, например, при возникновении махровости у смородины, имеющей, по мнению ряда исследователей, аппендикулярную природу нижней завязи, наблюдается образование верхней завязи и раздельно-лепестного околоцветника (Penzig, 1922; Смольянинова, Вологдина, 1957; Блоцкая, Бронштейн, 1960; Пивоварова, 1960; Комар, 1967). Но, как очень верно отмечал Ван-Тигем, ни органогения, ни тератология сами по себе не в состоянии решить вопрос о нижней завязи.

Большинство исследователей последних лет, учитывая прошлые ошибки, при определении природы нижней завязи стараются рассматривать и данные онтогенеза и гистогенеза, и данные васкулярной анатомии (Kaplan, 1967; Rohweder, 1967; Kaul, 1968, 1969; Mogensen, 1969; Tiagi, 1969).

Каплан (1967), кроме использования вышеназванных методов, использует еще и метод сравнительного анализа, сопоставляя развитие завязи изучаемого объекта *Downingia bacigalupii* с развитием завязи осевого происхождения у *Peireskia aculeata (Cactaceae)*. У всех вышеназванных авторов исследования нижней завязи дали очевидные доказательства ее аппендикулярной природы.

Таким образом, к перечисленным выше наименованиям семейств с аппендикулярной нижней завязью можно добавить еще *Agavaceae* (*Agave parryi*), *Campanulaceae* (подсем. *Lobelioideae*), *Caryophyllaceae* (*Silenoidae*) *Hydrocharitaceae*, *Combretaceae*.

Подводя итог, надо отметить, что в данное время большинство исследователей русской, английской, американской школ считают, что нижняя завязь образуется двумя путями: 1) путем прирастания к гинецею в филогенезе сросшихся оснований тычинок и частей околоцветника; 2) путем филогенетического погружения завязи в ткань цветоложа. Первый способ встречается чаще, второй — реже.

Косвенным доказательством первого способа образования нижней завязи является ее образование в ходе онтогенеза у каштана и дуба путем прирастания к завязи частей околоцветника и разрастания ее нижней части (Мейер, 1953; Porsh, 1950).

Эпигиния, по-видимому, возникла из гипогинии. Это положение было высказано еще Сахни (Sahni, 1925 г. — цит. по: Козо-Полянский, 1937). Случаи, описанные Поршем и Мейером, можно рассматривать как примеры рекапитуляции.

Конечно, не все современные исследователи придерживаются подобной точки зрения на природу нижней завязи. Как уже упоминалось, исследователи немецкой школы (одним из ярких представителей которой

является Лейнфельднер и его последователи) придерживаются и сейчас концепции Гебеля лишь с некоторыми вариациями.

И надо отметить, что активные сторонники онтогенетического метода (каковыми являются многие немецкие исследователи), как правило, преуменьшают значение васкулярной анатомии.

Вся история развития представлений о природе нижней завязи говорит о том, что нельзя в своих исследованиях опираться только на один метод, надо в каждом конкретном случае стараться использовать все возможные методы исследования в их совокупности. Только тогда можно составить правильное представление о природе нижней завязи.

ЛИТЕРАТУРА

Блоцкая К. В., Е. В. Бронштейн. (1960). Морфологические и биохимические особенности кустов черной смородины в связи с заболеванием махровостью. Докл. ТСХА, 53.— Василевская В. К. (1962). Изменение анатомического строения верхушки побега в онтогенезе космеи *Cosmos bipinnatus* Cav. Бот. ж., 47, 11. — Горянинов П. Ф. (1827). Начальные основания ботаники. — Горянинов П. Ф. (1841). Основания ботаники. — Жуковский П. М. (1964). Ботаника. — Замятнин Б. Н. (1951а). Основы морфологической интерпретации нижней завязи. Канд. диссерт. Л. — Замятнин Б. Н. (1951б). О нижней завязи осевого происхождения. Бот. ж., 36, 1. — Каден И. Н., В. Н. Тихомиров. (1954). К вопросу о морфологии завязи и плода зонтичных. Бюлл. МОИП, IX (3). — Козо-Полянский Б. М. (1921). О новой системе родословия *Angiospermae*. Дневник I Всеросс. съезда русск. ботаников, 2. — Козо-Полянский Б. М. (1923). Цветок *Umbelliferae* и третий способ происхождения эпигинии. Тр. Воронежск. гос. унив., 1, 2. — Козо-Полянский Б. М. (1937). Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. — Козо-Полянский Б. М. (1950). Происхождение цветка и типа цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 54(4). — Комар Г. А. (1967). О природе нижней завязи крыжовниковых *Grossulariaceae*. Бот. ж., 52, 11. — Кречетович Л. М. (1952). Вопросы эволюции растительного мира. — Максимович М. А. (1828). Основания ботаники. 1. — Матиенко Б. Т. (1954). Анатомо-морфологические особенности завязи и плода тыквенных бахчевых. Автореферат канд. диссерт. Л. — Матиенко Б. Т. (1957). Об анатомо-морфологической природе цветка и плода тыквенных. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 4. — Мейер К. И. (1953). Пестик дуба *Quercus robur* L. Бюлл. МОИП, отд. биол., VIII(2). — Первухина Н. В. (1950а). К вопросу о природе завязи зонтичных. ДАН СССР, 75, 5. — Первухина Н. В. (1950б). О филогенетическом значении некоторых признаков строения плода зонтичных. Тр. БИН, сер. VII, 1. — Первухина Н. В. (1953). Завязь зонтичных и новые факты для выяснения ее природы. Бот. ж., 38, 2. — Первухина Н. В. (1957). Некоторые вопросы «теории цветка» в связи с эволюцией сосудистого скелета завязи зонтичных. Тезисы докладов делегатского съезда ВБО, 1. — Первухина Н. В. (1962). Природа нижней завязи зонтичных и некоторые вопросы «теории цветка». Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 5. — Первухина Н. В. (1970). Проблемы морфологии и биологии цветка. — Перелыгин П. (1829). Основания теоретической ботаники. — Пивоварова Р. М. (1960). Об изменениях семяпочки при махровости у черной смородины. Сб. работ Белорусск. отделения ВБО, 2. — Савченко М. И. (1957). О природе плодолистика покрытосеменных растений. (К истории вопроса о природе плодолистиков). Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 4. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1952). О природе нижней завязи у сложноцветных. Бюлл. МОИП, VII, 4. — Смольянинова Н. К., Ф. Г. Вологдина. (1957). Махровость черной смородины и меры борьбы с ней. Сад и огород, 4. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Тихомиров В. Н. (1958а). Тератология и проблема происхождения нижней завязи зонтичных. Научн. докл. высшей школы. Биол. науки, 3. — Тихомиров В. Н. (1958б). Развитие завязи зонтичных в связи с вопросами о ее морфологической природе. Научн. докл. высшей школы. Биол. науки, 1. — Тихомиров В. Н. (1958в). Сравнительная морфология гинецея и плода зонтичных СССР. Автореферат канд. диссерт. М. — Шиховской И. Э. (1837). О внеплодниковом прикреплении семян в некоторых естественных семействах. Бюлл. МОИП, 5. — Шиховской И. Э. (1838—1839). Введение в изучение ботаники или начальный курс этой науки. — Шиховской И. Э. (1853). Краткая ботаника. — Arber A. (1937). The interpretation of the flower: a study of some aspects of morphological thought. Biol. Rev. Cambridge Philosoph. Soc., 12. — Boke N. H. (1963). Anatomy and development of the flower and fruit of *Pereskia pititache*. Amer. j. bot., 50, 8. — Bonnier G. M. (1881). Anatomie de la Rose à proliferation centrale. Bull. Soc. Bot. France, 28. — Bugnon P. (1926). Valeur morphologique de l'ovaire infére chez *Begonia*. Bull. Soc. Linn. Normandie, VII, 9. — Bugnon P. (1928). Les leases anatomiques de la theorie de la concrescence congénitale. Bull. Soc. Bot. France, 75. — Bunniger L., F. Weberling. (1968). Untersuchungen über die morphologische Nature des Hypanthiums bei *Myrtales*-Familien. I. *Onagraceae*. Beitr. Biol.

Pflanzen., 44, 3. — Buxbaum F. (1938, 1941, 1942). Blütenmorphologische Einzeluntersuchungen *Cactaceae*. Jahrb. Deutsch. Kakt. Ges., 2 Teil. — Buxbaum F. (1953). Morphology of *Cactus* Genera. I. *Leuchtenbergia. Cactus* and Suculent Journ., 25, 3. — Čelakovsky. (1897—1900). Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone. Vestn. Krul. Ceske Spol. Nauk, tr. mat. prir., 3. — De Candolle A. P. (1813). Théorie élémentaire de la botanique. — De Candolle. (1827). Organographie végétale. — Decaisne J. (1857). Note sur l'organogénie floral du poirier. Bull. Soc. Bot. France, 4. — Douglas G. E. (1944). The inferior ovary. Bot. Rev., 10, 3. — Douglas G. E. (1957). The inferior ovary. Bot. Rev., 23, 1. — Duchartre P. (1891). Not sur ovaires inféres et plus particulierement celui des Pomacées. Bull. Soc. Bot. France, 38. — Eames A. J. (1931). The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. Amer. j. bot., XVIII, 3. — Eames A. J. (1961). Morphology of the Angiosperms. — Engard C. (1944). Organogenesis in *Rubus*. The Univ. of Hawai. Reseurc. Pull., 21. — Engler A. u. Prantl. (1891). Die natürlichen Pflanzenfamilien. II Teil, Blütenachse. Die Fruchtblätter und des Gynoeceum. — Esau K. (1953). Plant anatomy. — Gauthier R. (1950). The nature of the inferior ovary in genus *Begonia*. Contr. Inst. Bot. Univ. Montreal, 66. — Goebel K. (1886). Zur Entwickelungsgeschichte des unerständigen Fruchtknoten. Bot. Zeit, 44. — Goebel K. (1901). Organographie der Pflanzen. Teil II. — Goebel K. (1933). Organographie der Pflanzen. Dritter Teil. Samenpflanzen. — Grégoire V. (1931). La valeur morphologique des carpelles dans les Angiospermes. Bull. Acad. Royal. Belg. Cl. Sci., XVII, sér. 5, 11. — Grégoire V. (1935). Sporophylles es organes floraux, tige et axe floral. Rec. Trav. Bot. Neerl., 32. — Grégoire V. (1938). La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil. La Cellule, XLVII, 3. — Jackson G. (1934). The morphology of flowers of *Rosa* and certain closely related genera. Amer. j. bot., 21. — Kaplan D. R. (1967). Floral morphology, organogenesis and interpretation of the inferior ovary in *Downingia bacigalupii*. Amer. j. bot., 54, 10. — Kaul R. B. (1968). Floral morphology and phylogeny in the *Hydrocharitaceae*. Phytomorph., 18, 1. — Kaul R. B. (1969). Morphology and development of the flowers of *Boottia cordata*, *Ottelia alismoides*, and their synthetic hybrid (*Hydrocharitaceae*). Amer. j. bot., 56, 8. — Klopfer K. (1968). Beiträge zur floralen Morphogenese und Histogenese der *Saxifragaceae*. 2. Blütenentwicklung von *Tellima grandiflora*. Flora, 158, 1/2. — Langdon, La Dema M. (1939). Ontogenetic and anatomical studies of the flower and fruit of the *Fagaceae* and *Juglandaceae*. Bot. Gaz., 101. — Leinfellner W. (1941). Über den unterständigen Fruchtknoten and einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblättrigen Gynoeceums an sich. Bot. Archiv, 42. — Mogensen H. L. (1969). Floral ontogeny and an interpretation of the inferior ovary in *Agave parryi*. Canad. j. bot., 47, 1. — Moseley M. F. a. J. R. Moseley. (1968). The value of the vascular system in the study of the flower. Phytomorph., 17, 1—4. — Naudin C. (1885). Observation relatives à la nature des vrilles et à la structure de la fleur chez les *Cucurbitaceae*. IV. Ann. Sci. Nat. Bot., 4. — Pankow H. (1962). Histogenetische studien an den Blüten einiger Phanerogamen. Botanische Studien, 13. — Parkin J. (1955). A plea for a simpler gynoeceum. Phitomorph., 5 (1). — Payer J. (1857). Traité d'organogenie Comparée de la fleur. — Penzig A. (1922). Pflanzen Teratologie. III. — Plantevol L. (1949). L'ontogenie de la fleur. Fondements d'une theorie florale nouvelle. — Porsch O. (1950). Geschichtliche Lebenswertung die Kastanienblute. Oester. Bot. Zeitchr., 97, 3—5. — Puri V. (1952). Floral anatomy and inferior ovary. Phytomorph., 2, 2/3. — Rohweder O. (1967). Centrospermen-Studien, 3, Blütenentwicklung und Blütenbau bei Silenoideen (*Caryophyllaceae*). Bot. Jarb. System. Pflanzngesch. u. Pflanzengeogr., 86, 1—4. — Sachs J. (1870). Lehrbuch der Botanik. — Sarkany S. (1962). Organisation des Stempels und der Spaltfrucht von *Foeniculum vulgare* Mill. und die Frage des Sogenannten unterständigen Fruchtknotens. Ann. Univ. Sci. Budapestinensis de Rolando Eötvus nominatae, 5. — Schaeppi H. a. F. Steindl. (1937). Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an *Osyris alba* L. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 47. — Schleiden M. I. (1837). Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei Phanerogamen. Wieg. Archiv. Nat., I. — Smith G. H. (1928). Vascular anatomy of Ranalian flowers. II. *Ranunculaceae*, *Menispermaceae*, *Calycanthaceae*, *Annonaceae*. Bot. Gaz., 85. — Smith F. H. a. E. Smith. (1942a). Anatomy of inferior ovary of *Darbya*. Amer. j. bot. 29, 6. — Smith F. H. a. E. Smith. (1942б). Floral anatomy of the *Santalaceae* and some related forms. Oreg. on state Monographs. studies, Bot., 5. — Thompson J. Mc. Leon. (1934a). Studies in advancing sterility. VII. The state of flowering known as Angiospermy. Publ. Hartley Bot. Lab., 12. — Thompson J. Mc. Leon. (1934б). Comments on recent statements regarding the nature and origin of Angiospermic stigma. New Phytologist, 33, 4. — Thompson J. Mc. Leon. (1935). The acarpous nature of modern flowering. Proceed., VI Internat. Bot. Congr., II. — Tiagi J. D. (1955). Studies in floral morphology. II, Vascular anatomy of the flower of certain species of the *Cactaceae*. Journ. Ind. Bot. Soc., XXXIV, 4. — Tiagi J. D. (1961). Studies in floral morphology, VI. Vascular anatomy of the flower of *Opuntia elatior*. Soc. Univ. Saugar, 13, 1—2. — Tiagi J. D. (1963). Studies in floral morphology. VII—VIII. A further study of the vascular anatomy of the flower of certain species of the *Cactaceae*. Journ. Ind. Bot. Soc., XLII, 4. — Tiagi J. D. (1969). Vascular anatomy of the flower of certain species

of the *Combretaceae*. Bot. Gaz., 130, 3. — Troll W. (1957). Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. — Uhl N. W. (1966). Morphology and anatomy of the inflorescence axis and flower of a new palm *Aristeyera spicata*. Journ. Arnold Arbor., 47, 1. — Van Tieghem Ph. (1868). Recherches sur la structure du pistil. Ann. Sci. Nat., V. Bot., 9. — Van Tieghem Ph. (1878). Anatomie de la rosse et en général charactères anatomiques des axes invaginées. Bull. Soc. Bot. France, 25. — Velenovsky J. (1905—1910). Vergleichende Morphologie der Pflanzen. I—IV. — Wettstein R. (1936). Handbuch der systematischen Botanik.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 23 III 1971).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 581.9 : 582.52/.59 (931)

L. B. Moore and **E. Edgar.** Flora of New Zealand. Vol 2. Indigenous ***Tracheophyta: Monocotyledones*** except ***Gramineae.*** Wellington, Government Printer, 1970, XL, 354 p., 43 ill, 4.50. **(Л. Б. Мур и Э. Эдгар.** Флора Новой Зеландии. Том 2. Однодольные, за исключением злаков)

D. V. LEBEDEV. (A. REVIEW).

Рецензируемая книга Люси Мур и Элизабет Эдгар продолжает вышедший еще в 1961 г.[1] труд известного новозеландского ботаника Гарри Аллана (1892—1957) и посвящена его памяти. В связи с тем, что о первом томе издания в нашей печати ничего не сообщалось, целесообразно, пользуясь случаем, охарактеризовать здесь оба тома.

Г. Аллан, много лет изучавший растительный мир Новой Зеландии, в 1949 г. занялся подготовкой переиздания «Руководства к флоре Новой Зеландии» Т. Чизмана.[2] Однако он скоро пришел к выводу о необходимости написать совершенно новую книгу, какой и явилась его «Флора». Она несомненно относится к числу наиболее интересных флористических работ последнего десятилетия. Значение ее определяется прежде всего тем, что она знаменует новый этап флористического изучения Новой Зеландии. В первом томе, содержащем описание папоротникообразных, голосемянных и двудольных растений, приводятся характеристики и ключи для определения 116 семейств, 290 родов, 1457 видов и 280 разновидностей — единственных внутривидовых таксонов, принятых автором (соответствующие числа только для двудольных: 87, 238, 1273, 272). В особом приложении к первому тому даны диагнозы 93 новых таксонов (трех родов, 29 видов и 61 разновидностей). Количество включенных видов по сравнению со вторым изданием «Руководства» Т. Чизмана увеличилось на 94 (папоротникообразных — 5, двудольных — 89).

Большую ценность имеет «Летопись таксономического изучения новозеландских сосудистых растений, 1769—1958» (с. XIII—XXXIV), представляющая собой хронологический библиографический указатель литературы, насчитывающий 573 названия. Вообще вспомогательный аппарат книги (содержательное предисловие, библиография, список принятых сокращений, список авторов таксонов, глоссарий ботанических терминов, указатель названий растений на маорийском языке, указатель латинских названий) оставляет самое лучшее впечатление и может считаться образцовым. Необходимо отметить, кроме того, тщательность и полноту сведения синонимики.

Но и для тех ботаников, которых специально не интересует флора Новой Зеландии, книга Г. Аллана представляет большой интерес благодаря находящимся в ней характеристикам семейств и родов — сжатым, но очень содержательным и, главное, точным.

Г. Аллан не дожил до выхода в свет своего «Opus magnum», который был доработан и подготовлен к печати его ближайшей сотрудницей Люси Мур, выпустившей теперь в свет второй том «Флоры».

Том этот построен по тому же плану, что и первый, но с некоторыми модификациями. Естественно, что посвящение книги памяти Г. Аллана сопровождается

---

[1] Allan H. H. Flora of New Zealand. Vol. 1. Indigenous *Tracheophyta*: *Psilopsida*, *Lycopsida*, *Filicopsida*, *Gymnospermae*, *Dicotyledones*. Wellington, R. E. Owen, 1961, LIV, 1085 p., 40 ill.

[2] Cheeseman T. F. Manual of the New Zealand Flora. Sellington, 1906. Второе издание — 1925.

краткой биографической справкой, в книге помещен небольшой силуэт этого ученого.

Как и раньше, авторы включают описания только туземных растений, не касаясь интродуцированных. Общее число описанных семейств составляет 22, родов — 75, видов — 339, разновидностей — 18. По сравнению со вторым изданием «Руководства» Т. Чизмана, число родов увеличилось на семь, а видов на 62. Однако диагнозов новых таксонов здесь нет. «Летопись таксономического изучения» (стр. XV—XXX) продолжена на 1959—1968 гг. и содержит некоторые дополнения за 1780—1958 гг. Этот выпуск библиографии включает 472 названия, а обе части вместе — 1045. Новинкой является предметный вспомогательный указатель к библиографии (по семействам и с отметками: анатомия, генетика, морфология, палинология, таксономия, флористика, хемосистематика), которого не было в первом томе. Книга снабжена также списком сокращений, дополнением к перечню авторов, глоссарием терминов (значительно отличается своим словником от глоссария первого тома) и указателем латинских названий растений.

Новинкой является также приложение «Хромосомные числа», занимающие 28 страниц и содержащие сведения о 561 виде из обоих томов. Интересно, что здесь подобно тому как в советском справочнике «Хромосомные числа цветковых растений», виды расположены в алфавитном порядке, причем синонимика не сводится, а названия видов приводятся в той самой форме, какая была употреблена в цитируемых библиографических источниках. Каждому ясно, что иное решение вопроса практически невозможно.

Во втором томе сохранились особенности ключей и описаний таксонов, в частности, стоящие на высоком уровне характеристики семейств и родов. Как и в первом томе, значительное место отводится критическим таксономическим примечаниям. Г. Аллан уделял большое внимание роли гибридизационных процессов в видообразовании. Это была одна из его руководящих идей, нашедшая отражение во многих местах обоих томов «Флоры». Авторы второго тома, в соответствии с современными тенденциями развития систематики, изучение гербарных материалов и наблюдения в природе существенно дополнили экспериментами (в частности, скрещиваниями) и наблюдениями за растениями в культуре.

В целом новая «Флора Новой Зеландии», обязанная своим созданием в основном знаниям и настойчивости трех ботаников, составляет серьезный вклад в мировую флористическую литературу. Следует, видимо, ожидать третьего тома, посвященного злакам. Однако об этом в обоих книгах не сказано ни слова.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VI 1971).

ХРОНИКА

УДК 006.3 : 371.3 : 581.9

МЕЖВУЗОВСКОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ВОПРОСАМ ПРЕПОДАВАНИЯ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ДИСЦИПЛИН
(29—30 января 1971 г., Москва)

I. A. GUBANOV AND M. G. VAKHRAMEEVA. THE HIGHER SCHOOLS CONFERENCE ON TEACHING GEOBOTANICAL DISCIPLINS (JANUARY 29—30, 1971, MOSCOW)

Научный совет Академии наук СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» на своей годичной сессии в феврале 1970 г. постановил: «Созвать специальное совещание по обсуждению и согласованию научной проблематики и программ подготовки молодых специалистов на кафедрах геоботаники и ботаники университетов и педагогических институтов, поручив его подготовку заведующему кафедрой Московского университета проф. Т. А. Работнову» («Резолюция годичной сессии научного совета», Л., 1970 : 8—9).

Поскольку проблема подготовки высококвалифицированных специалистов-геоботаников включает большой круг вопросов, было решено на первом совещании обсудить прежде всего программы основных геоботанических спецкурсов: геоботаники, экологии и географии растений, а также состояние флористической подготовки студентов. Организатор совещания — кафедра геоботаники Московского государственного университета (МГУ) заблаговременно запросила программы спецкурсов в других вузах (преимущественно в университетах), размножила их и разослала будущим участникам совещания для предварительного ознакомления.

В связи с тем, что подобное совещание проводилось впервые, его состав был ограничен представителями небольшого числа вузов, в которых накоплен значительный опыт преподавания геоботанических дисциплин. В работе совещания приняло участие 54 человека из 23 вузов и научных учреждений. Были представлены следующие университеты: Башкирский (БашГУ), Воронежский (ВГУ), Горьковский (ГГУ), Днепропетровский (ДГУ), Казанский (КазГУ), Киевский (КГУ), Ленинградский (ЛГУ), Московский (МГУ), Новосибирский (НГУ), Тартуский (ТГУ), Ташкентский (ТашГУ), Тбилисский (ТбГУ), Уральский (УрГУ), а также Ленинградский (ЛГПИ) и Московский (МГПИ) государственные педагогические институты, Ботанический институт АН СССР (БИН), Всесоюзный научно-исследовательский институт кормов (ВНИИК), Московский лесотехнический институт (МЛТИ) и др.

Совещание заслушало и обсудило три доклада.

1. **Т. А. Работнов** (кафедра геоботаники МГУ) — Обзор программ курсов геоботаники и экологии растений и анализ учебных планов подготовки геоботаников;

2. **А. А. Уранов** (кафедра ботаники МГПИ) — География растений в подготовке специалистов-геоботаников в университетах;

3. **В. Н. Павлов** (гербарий МГУ) — Об улучшении флористической подготовки студентов-геоботаников.

В своем докладе **Т. А. Работнов** отметил, что геоботаника преподается в университетах нашей страны почти 50 лет. За этот срок в геоботанике произошли большие изменения:

а) в СССР и за рубежом стало общепризнанным, что фитоценозы есть часть более сложных образований (биогеоценозов, экосистем);

б) геоботаника из науки описательной, пользовавшейся в основном методом маршрутных исследований и решавшей главным образом вопросы выделения типов фитоценозов и их распределения, все больше становится наукой, широко использующей эксперимент и методы точного количественного учета в целях глубокого познания фитоценозов, превращаясь из науки преимущественно географической в науку биологическую;

в) изменились запросы производства к геоботанике; если ранее она служила теоретической базой рационального использования территории и ресурсов, то теперь на первый план выдвигаются вопросы повышения продуктивности существующей растительности, создания новых фитоценозов на местах, нарушенных эрозией, промышленностью и пр.; возникла потребность в разработке фитоценотических основ растениеводства;

г) при изучении фитоценозов все шире применяются математические методы; эти изменения определяют необходимость пересмотра многих привычных, устоявшихся представлений; судя по программам, такой пересмотр в ряде университетов успешно осуществляется.

Возникают значительные трудности, связанные с тем, что выпускники геоботанических кафедр идут на работу как в проектные и производственные организации, где от них требуется умение выделять типы фитоценозов и картографировать их (землеустройство, лесоустройство, торфоразведка, мелиорация), так и на стационары и экспериментальные станции, где характер работы совершенно иной. Можно было бы устранить эту трудность, проведя специализацию подготовки кадров геоботаников по факультетам: географические факультеты должны готовить геоботаников-географов, связанных с маршрутными исследованиями и картографированием; биологические — геоботаников для стационаров. К сожалению на практике этого разграничения не существует. Следовательно, необходима широкая ботаническая подготовка, подкрепленная большим набором геоботанических спецкурсов.

Помимо общих спецкурсов, таких как геоботаника, ботаническая география, экология, систематика растений, в университетах читаются частные спецкурсы: лесоведение, луговедение, болотоведение, тундроведение и т. п. В задачи этих курсов входит: а) конкретизация сведений, полученных в курсах геоботаники и экологии растений, применительно к отдельным типам растительности; б) характеристика основных особенностей строения, динамики и распределения соответствующих типов растительности; в) изучение фитоценологических основ правильного использования и повышения продуктивности соответствующих угодий.

Далее Т. А. Работнов провел детальный разбор программ курсов геоботаники и экологии растений, отметив большое разнообразие как в организации и методах преподавания, так и в наборе, последовательности чтения спецкурсов и главное — в их содержании. Заведомо не рассчитывая на унификацию программ и скорое решение спорных вопросов, докладчик поставил их на обсуждение, чтобы привлечь внимание научной и педагогической общественности.

Доклад вызвал оживленное обсуждение. В прениях выступило 19 человек: Л. Н. Алексеенко (ЛГУ) А. Л. Бельгард (ДГУ), И. Х. Блюменталь (ЛГУ), И. И. Гранитов (ТашГУ), В. П. Дадыкин (МЛТИ), Н. С. Камышев (ВГУ), Б. П. Колесников (УрГУ), А. А. Корчагин (ЛГУ), Л. А. Кузнецов (ЛГПИ), А. В. Куминова (НГУ), В. В. Мазинг (ТГУ), М. В. Марков (КазГУ), Б. М. Миркин (БашГУ), В. С. Порфирьев (КазГУ), К. К. Полуяхтов (ГГУ), М. Ф. Сахокиа (ТбГУ), Б. А. Тихомиров (БИН), А. А. Уранов (МГПИ), И. А. Цаценкин (ВНИИК). Во всех выступлениях были интересные сведения и предложения. Не имея возможности изложить каждое выступление в отдельности, мы попытались передать их содержание, сгруппировав по наиболее существенным вопросам.

Докладчик и выступавшие в прениях сообщили, что в большинстве университетов геоботаника и экология растений читаются как отдельные курсы (к тому же разными лекторами), лишь в Казанском и Киевском университетах эти дисциплины составляют единый курс. Вопросы, излагаемые в этих дисциплинах, тесно переплетаются друг с другом — многое в жизни фитоценозов нельзя понять, не зная экологии растений, и, наоборот, достаточно глубокая проработка ряда экологических проблем предполагает знание фитоценологии. В принципе можно считать возможным объединение в единый курс геоботаники и экологии растений. Однако освещение экологии на современном уровне требует специальных знаний, которыми многие геоботаники не владеют. Следовательно, вполне оправданно чтение экологии растений как самостоятельного курса (за рубежом имеет место как объединение, так и разъединение этих курсов).

Имеет значение и последовательность чтения геоботаники и экологии. Безусловно правильным признан порядок, когда курс экологии растений предшествует курсу геоботаники (в свою очередь желательно, чтобы экологии предшествовала физиология растений). В курсе экологии излагаются преимущественно вопросы аутэкологии, а синэкологические проблемы освещаются в курсе геоботаники.

Во многих университетах геоботанику читают на IV курсе (на III курсе — экологию). С одной стороны, это оправдано тем, что понимание такого синтетического курса требует достаточной подготовленности слушателей. С другой стороны, этот порядок нельзя признать целесообразным потому, что учебная полевая практика по геоботанике возможна не позже чем после III курса, а ее следует проводить, безусловно, после лекционного курса. По-видимому, заслуживает изучения опыт Днепропетровского университета, где во втором семестре III курса читают «Введение в геоботанику», после чего студенты проходят полевую практику по геоботанике, а на IV курсе слушают «Основы геоботаники».

Обсуждался вопрос о наименовании профилирующего курса. Как правило, он именуется «Геоботаникой», хотя фактически читается фитоценология (на географическом факультете ЛГУ курс именуется «Учением о растительных сообщест-

вах»). Признавая, что понятие «геоботаника» шире и, следовательно, не равнозначно понятию «фитоценология», большинство выступивших высказались за сохранение традиционного названия курса — «Геоботаника», так как это привычно для производственных организаций и вошло в названия кафедр и лабораторий.

В ряде университетов в дополнение к основному курсу геоботаники отдельно преподают «Методику геоботанических исследований», или «Экспериментальную геоботанику». Такой предмет может иметь место, но в основном методика геоботанических и экологических исследований должна отрабатываться на летней практике.

Серьезное обсуждение вызвала «математизация геоботаники», проводимая в последние годы. Значение точных количественных методов в геоботанике не вызывает сомнений, однако с математической подготовкой студентов-геоботаников во многих вузах пока далеко не благополучно. Причина — отсутствие подготовленных преподавателей. Опыт показал, что курс «Математические методы в геоботанике» может успешно вести лишь ботаник, владеющий математическими приемами. Преподавание этого курса «чистыми» математиками, как правило, не приносит нужного эффекта, так как они не знают специфики геоботанических исследований и часто дублируют читаемые теперь почти всюду курсы биометрии и вариационной статистики. Очень солидно поставлено математическое обучение на кафедре биогеографии ЛГУ, где этот спецкурс (в объеме 72 часов!) ведет известный специалист по статистическим методам в геоботанике В. И. Василевич. Положительными примерами в этом отношении служат также Тартуский и Башкирский университеты.

По-разному преподается история геоботаники на разных кафедрах. В большинстве случаев вопросы истории кратко рассматриваются во вводной части курса геоботаники, в других, наоборот, истории посвящен особый раздел в конце программы (ДГУ, КазГУ, геофак ЛГУ, ТГУ). По-видимому, оба подхода имеют равные права, важно лишь, чтобы вопросы истории мировой науки не выпадали из курса. На кафедрах геоботаники ЛГУ и МГУ и биогеографии ЛГУ история геоботаники дополнительно изучается на особых семинарах, где студенты реферируют труды классиков науки. Многие участники совещания одобрили эту форму преподавания. Все единодушно поддерживали предложение о срочном составлении и издании «Хрестоматии по истории геоботаники».

Был подвергнут обсуждению и в принципе получил одобрение вопрос о введении на V курсе, либо вне сетки расписания, теоретического семинара по современным проблемам геоботаники для студентов-старшекурсников, аспирантов, преподавателей и научных работников.

Кроме геоботаники, почти во всех университетах читается курс агрофитоценологии или культурфитоценологии. Видимо, и на тех кафедрах, где этот курс еще не читается, его нужно ввести. Предпочтительнее, вероятно, читать культурфитоценологию, включающую и агрофитоценологию.

Кое-где в учебный план внесен курс биогеоценологии (ЛГПИ, геофак МГУ, ТбГУ). В процессе обсуждения большинство выступивших высказали мнение о нецелесообразности специального курса биогеоценологии, если курс геоботаники построен на идеях биогеоценологии и биогеоценологические концепции пронизывают все частные геоботанические курсы. Т. А. Работнов подчеркнул, что именно в такой форме представлял биогеоценологическую подготовку студентов-геоботаников В. Н. Сукачев. В педагогических институтах, может быть, есть смысл читать курс основ биогеоценологии, включив в него учение о биосфере и охране природы (в университетах эти разделы, как правило, излагаются в курсе геоботаники). Кое-где «Охрана природы» выделена в самостоятельный курс, что можно только приветствовать.

Совещание обсудило вопрос об улучшении подготовки студентов-геоботаников по почвоведению. Заслуженной критике подвергся типовой учебный план биофаков университетов, в который вводятся новые разделы «Основ сельского хозяйства» (в частности «Животноводство») за счет почвоведения. Мнение геоботаников оказалось единодушным: наряду с хорошим лекционным курсом основ почвоведения студентам-геоботаникам нужна солидная почвенная полевая практика и практикум по физико-механическому (а возможно и химическому) анализу почв.

Мы не останавливаемся на частных вопросах программ курсов геоботаники и экологии. Важно лишь отметить, что признано обязательным пересматривать программы каждые 5 лет с целью включения в них новых вопросов. Крайне важно наладить регулярный обмен программами между вузами для заимствования всего хорошего и товарищеской критики.

Специально об учебниках по геоботаническим дисциплинам вопрос на совещании не стоял, но он затрагивался и в докладе Т. А. Работнова, и в выступлениях. Не вдаваясь в подробности, отметим, что, несмотря на появление в последние годы целой серии пособий и руководств по геоботанике (Б. А. Быкова, А. Г. Воронова, М. В. Маркова, А. П. Шенникова, П. Д. Ярошенко), создание полноценных современных учебников по геоботанике, экологии растений и разнообразным частным геоботаническим курсам остается актуальной задачей. Поскольку издание книг — процесс длительный и трудный, видимо, целесообразно публиковать курсы лекций или избранные лекции на ротапринте, чтобы учесть недочеты и подготовить новое, более совершенное издание. Б. М. Миркин (БашГУ)

одним из первых геоботаников воспользовался таким оперативным способом публикации, издав на ротапринте в 1970 г. курсы лекций по общей геоботанике и применению количественных методов в геоботанике.

Почти все выступавшие отметили необходимость постоянного совершенствования учебного плана: сокращение, перевод в разряд факультативных или ликвидация некоторых курсов с целью введения в программу новых дисциплин или разделов, отражающих современные тенденции развития геоботаники и биогеоценологии. Заслуживает серьезного обсуждения вопрос о содержании и методике большого практикума.

А. Л. Бельгард, Б. П. Колесников и другие участники совещания подняли важный вопрос о выделении в перечне специальностей, по которым ведется подготовка специалистов, геоботаники и биогеоценологии в качестве самостоятельной специальности с присвоением числового индекса. Это предложение содержится, кстати сказать, и в решении президиума АН СССР от 11 июня 1970 г. «О развитии исследований по проблемам биогеоценологии». Совещание решило просить Научный совет АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» обратиться с соответствующей просьбой в Министерство высшего и среднего специального образования СССР и Высшую аттестационную комиссию (ВАК).

А. А. Уранов в своем докладе показал большое значение географии растений в подготовке специалистов-геоботаников. Геоботаник должен иметь достаточно широкий географический вообще и в первую очередь ботанико-географический кругозор. К сожалению, само понятие «география растений» имеет достаточно широкий объем. В состав этой науки входят: а) география таксонов; б) география единиц растительности; в) ландшафтная характеристика территорий (ботаническая география в узком смысле). Имея в виду, что студенты знакомятся в систематизированном изложении с этой наукой впервые, каждый лектор стремится в той или иной степени охватить все главнейшие стороны предмета. Но вследствие беспредельности фактического материала географии растений, как и любой другой науки, возникают различные варианты разработки географии растений как учебного предмета. Это нашло свое отражение в многочисленных учебниках, руководствах и пособиях, совершенно не похожих друг на друга по своей композиции. Эта тенденция прослеживается и в рецензируемых программах.

Докладчик проанализировал программы биологических факультетов Казанского, Воронежского и Московского университетов и географического факультета МГУ. В целом в программах много общего, но все они своеобразны.

В КазГУ география растений читается на IV курсе в объеме 72 часов. После введения сообщаются элементы ареалографии, дается понятие о флоре, характеризуются флористические области Земли с детализацией в пределах Голарктической области до подобластей. На этой основе описан растительный покров земного шара в зональном и типологическом разрезе. Третья часть — «Растительность СССР» в аспекте зональных форм растительного покрова; меньшее внимание уделяется растительности горных стран. Оригинальной чертой курса КазГУ является включение в него истории науки как особого раздела в конце программы.

В ВГУ курс географии растений составлен из трех самостоятельных дисциплин: 1) флористическая география растений — 30 часов, 2) экологическая география (экология растений) — 30 часов и 3) ботаническая география СССР — 42 часа. В первой части очень детально разработана глава об ареале (на нее отводится более половины часов). Растительный покров мира получает весьма скромное освещение. Зато курс «Ботаническая география СССР» и по числу часов и по степени детализации разработан весьма полно. Общая канва курса — концепция зональности, но характеристика зон дана неодинаково, наиболее полно охарактеризована степная зона. Горные страны отражены в программе очень кратко. Положительный момент программы ВГУ, не повторяющийся в других университетах, освещение в курсе некоторых «становых объектов»: Шипова леса, Теллермановской рощи, участков сохранившихся степей.

Программа кафедры геоботаники МГУ начинается учением об ареале. Здесь более детально, чем в других программах, анализируются формы ареалов, причины дизъюнкций. За ним следует раздел «История развития растительного мира Земли». Он завершается рассмотрением реликтов и рефугиумов третичного периода в северном полушарии. Вторая половина курса состоит из пяти разделов, имеющих основой концепцию зональности, знакомящих студентов с растительным покровом Земли. Положительный момент этого раздела — использование метода климатограмм. Растительность СССР специально не выделена, общие представления о ней даются при характеристике областей Земли, а детельное знакомство перенесено в частные геоботанические курсы: тундроведение, лесоведение, луговедение, болотоведение, растительность аридных зон и растительность горных стран, которые читаются на кафедре как обязательные.

На географическом факультете МГУ география растений является составной частью курсов «Биогеография зарубежных стран» и «Биогеография СССР». Программы не содержат принципиально новых, оригинальных черт, но внимание привлекает программа учебной практики II курса по специальности ботаническая география. Это так называемая «зональная практика», предусматривающая пересечение ряда зон в течение 35 дней. Попутно докладчик отметил, что про-

грамма курса географии растений зарубежных стран оставляет впечатление незавершенности, схемы, из которой должно быть создано более законченное построение.

Докладчик не счел себя вправе критиковать какие-либо программы или противопоставлять одни другим. Совершенно очевидно, что создание «стандартного варианта» обречено на неудачу, так как местные условия кафедр диктуют то или иное построение курса. Тем не менее есть ряд общих вопросов, которые докладчик вынес на обсуждение совещания.

1) В условиях университетской подготовки целесообразно выделить в особые курсы «Географию растений» и «Растительность СССР». Частные геоботанические курсы должны дополнять курс ботанической географии СССР, а не заменять его.

2) В курсе географии растений необходим раздел «История развития растительного мира», если он не читается в самостоятельном курсе палеоботаники. В курсе ботанической географии СССР нужно шире использовать данные спорово-пыльцевого анализа.

3) Необходимо резко повысить долю сведений о растительном покрове горных стран, так как пока такой материал в читаемых курсах, как правило, не пропорционален ни площади гор, ни тому значению, которое имеет горная растительность в данное время.

4) Желательно насытить ботаникогеографические курсы материалом о конкретных участках растительности, особенно если они являются живыми свидетелями исчезнувшей растительности или флоры.

5) Актуальная проблема — разработка методов активного участия студентов в усвоении курса географии растений (практикумы, семинары, экскурсии в ботанические сады, составление ареалов, «путешествие» по карте и т. п.). Надо приветствовать опыт составления руководства к практикуму по географии растений Т. Н. Гордеевой и О. С. Стрельниковой.

6) Необходимо составление современных учебников географии растений и ботанической географии СССР.

По докладу А. А. Уранова выступило 9 человек: И. Х. Блюменталь (ЛГУ), И. И. Гранитов (ТашГУ), Н. С. Камышев (ВГУ), А. А. Корчагин (ЛГУ), В. В. Мазинг (ТГУ), В. Ф. Максимова (МГУ), В. Н. Павлов (МГУ), В. В. Петров (МГУ), Т. А. Работнов (МГУ).

Все выступавшие поддержали предложения докладчика. Они сообщили об опыте преподавания ботанической географии в своих вузах. Было высказано мнение, что курс ботанической географии должен быть не только теоретическим, но и ориентировать на хозяйственное использование и рациональное преобразование растительного покрова. Особо подчеркивалось, что он должен быть историчен и экологичен в своей основе.

В некоторых вузах курс ботанической географии построен не по зональному, а по региональному принципу, при этом природные закономерности распределения растительности рассматриваются в пределах провинций. Такое построение курса позволяет уделить должное место растительности горных стран. Отмечалось также, что этот раздел курса вообще труден для преподавания, так как по растительности горных стран существует огромный, но недостаточно обобщенный материал. Желательно, чтобы научные учреждения (прежде всего БИН АН СССР) взяли на себя труд по обобщению этих материалов.

В ряде выступлений подчеркивалась необходимость строить курс на фоне истории развития растительного покрова. С этой точки зрения логичнее начинать чтение курса с областей, где больше сохранились черты древней растительности, т. е. с тропических и субтропических.

Обсуждался также вопрос о целесообразности включения в курс общей ботанической географии ботанической географии СССР. Во многих вузах этой части курса уделяется мало места, так как вопросы, связанные с растительностью СССР, подробно разбираются в частных курсах — лесоведении, тундроведении, луговедении и т. д. Учитывая огромную площадь поверхности Земли, занятую океаном, а также все возрастающее значение мирового океана в жизни человека, предложено обратить внимание в курсе ботанической географии на растительность океанов.

Серьезное внимание было уделено во многих выступлениях формам преподавания материала по ботанической географии. Указывалось на необходимость создания хорошего иллюстративного материала. В частности, было предложено обратиться в издательство «Планета» с предложением создать тематический набор диапозитивов по ландшафтам нашей страны и по ботанической географии мира. Заслуживает внимания опыт Тартуского университета, где курс ботанической географии сопровождается целым рядом интересных педагогических приемов: экскурсиями в оранжереи, где в качестве экскурсоводов выступают сами студенты, семинарами с «путешествием по карте», разрисовкой бланковых карт. Экскурсии в оранжереи проводятся также в ЛГУ и МГУ. На кафедре геоботаники МГУ имеется 10-летний опыт проведения зимней практики по курсу ботанической географии в Батумском и Никитском ботанических садах.

В. Н. Павлов доложил о состоянии флористической подготовки студентов-геоботаников и мерах ее улучшения. Для ведения геоботанических исследований на современном уровне специалисты геоботаники должны обладать хорошей флористической подготовкой. В связи с этим в высших учебных заведениях сту-

денты-геоботаники должны научиться не только определять растения по определителю, но и различить в полевых условиях крупные таксономические группы (семейства, роды), постоянно документировать геоботанические описания гербарными сборами.

В МГУ в настоящее время флористическая подготовка студентов-геоботаников осуществляется следующим образом. На II—III году обучения читается полуторагодичный курс систематики с большим количеством практических занятий. Задача курса — на примерах отдельных растений дать представление об основных порядках и семействах. На IV курсе знания по систематике углубляются на большом практикуме, где студенты на примерах детального изучения представителей двух семейств — злаков и осок — закрепляют представление о таких таксономических категориях, как род, вид и таксонах над- и внутриродового ранга (триба, секция, ряд и пр.).

Изучение растений в природе проводится на летней практике после I и II курса. На I курсе практика флористическая (общая со студентами других специальностей). На II курсе в течение 2-месячной поездки студенты знакомятся с природными зонами европейской части СССР и поясами растительности Кавказа; приобретают знания как флористические, так и ботаникогеографические; студенты знакомятся с 400—500 видами растений и сдают гербарий из 150 листов. Этим для большинства студентов ограничивается флористическая подготовка, поскольку в последние годы курсовые и дипломные работы часто выполняются на стационарах, где нет условий для гербаризации.

Для улучшения флористических знаний студентов, помимо зональной практики, по мнению докладчика, необходимо ввести обязательный зачет по флористике на IV курсе, который должен складываться из ряда раздельных зачетов, получаемых студентами при сдаче гербария на I, II, III и IV курсах. При этом общее число собранного гербария должно быть не менее 300 листов.

По докладу В. Н. Павлова выступило 9 человек: И. Х. Блюменталь (ЛГУ), Н. С. Камышев (ВГУ), А. А. Корчагин (ЛГУ), Л. А. Кузнецов (ЛГПИ), К. К. Полуяхтов (ГГУ), В. С. Порфирьев (КазГУ), Т. А. Работнов (МГУ), Б. А. Тихомиров (БИН), А. А. Уранов (МГПИ). Большинство выступивших разделяет тревогу докладчика о наметившемся отставании флористической подготовки геоботаников от современных требований. Высказывалось мнение, что общее число видов, которое надо знать студенту в конце курса обучения, должно составлять не менее 1000. При этом необходимо не только правильно называть растение, но также иметь представление об его биологии и экологии. Особо подчеркивалось слабое представление о мхах, лишайниках и грибах, знание которых обязательно для геоботаника.

Большинство выступивших поделились опытом постановки флористического образования. Во всех вузах студенты получают флористическое знания как на летних практиках (после I, II, а иногда и III курса), так и зимой — на малом и большом практикуме по систематике. В некоторых вузах есть летняя зональная практика, во время которой студенты знакомятся не только с различными типами растительности, но и узнают большое число растений и гербаризируют их.

Существенным моментом флористической подготовки является умение распознавать растения в любом состоянии. К сожалению, у нас практически нет руководств по определению растений в нецветущем состоянии. Одним из действенных приемов флористической подготовки во время летних практик было названо описание мелких («раункиеровских») площадок. Это способствует хорошему запоминанию растений и различению их в вегетативном состоянии. Важной проблемой, как подчеркивали выступавшие, остается создание региональных определителей растений, доступных для студентов.

Необходимым фактором успешной флористической подготовки совещание признало высокое качество преподавания. Преподаватель должен уметь вызвать у студентов любовь к растениям, заинтересовать их в знании флоры, выявить и показать такие особенности растений, которые помогли бы их прочно запомнить.

На совещании был проведен анкетный опрос участников, касающийся направленности кафедр, выпускающих геоботаников, количества и названий спецкурсов, научных и педагогических кадров и т. д. Прежде всего бросилось в глаза разнообразие названий кафедр, на которых есть специализация по геоботанике: кафедра геоботаники (ДГУ, биофак МГУ и ЛГУ), геоботаники и почвоведения (УрГУ), биогеографии (геофак ЛГУ и МГУ), геоботаники и систематики растений (ТГУ, ТашГУ), морфологии, систематики и географии растений (ВГУ) и т. д. В большинстве же университетов геоботаников готовят кафедры ботаники.

Столь же разнообразен состав педагогических и научных кадров этих кафедр. Обращает на себя внимание довольно пожилой возраст большинства заведующих кафедрами, что настоятельно ставит на повестку дня задачу заблаговременной подготовки достойной смены.

Список спецкурсов как общих, так и особенно частных, весьма разнообразен. Это и понятно, так как чтение многих курсов зависит от наличия специалистов соответствующих профилей. По-видимому, общими спецкурсами для всех кафедр можно считать геоботанику, экологию растений, ботаническую географию, систематику растений.

Все участники высоко оценили инициативу созыва Совещания, прежде всего за возможность взаимного обмена богатым и ценным опытом, накопленным кафедрами по подготовке высококвалифицированных кадров геоботаников. Единодушным было мнение собравшихся сделать такие совещания регулярными. Труд по созыву очередного совещания взяли на себя коллективы кафедр геоботаники и биогеографии Ленинградского университета. Намечено провести его через год, в январе—феврале 1972 г. Было высказано пожелание сделать второе совещание более представительным. Участники Совещания поручили Т. А. Работнову доложить Научному совету АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» об итогах настоящего Совещания и принятых решениях.

И. А. Губанов и *М. Г. Вахрамеева.*

Московский государственный университет.

(Получено 3 III 1971).

УДК 910.4 : 58 (235.211)

К 100-ЛЕТИЮ ПУТЕШЕСТВИЯ А. П. И О. А. ФЕДЧЕНКО К СЕВЕРНОЙ ОКРАИНЕ ПАМИРА (1871—1971)

I. T. VASILCHENKO. TO THE 100TH ANNIVERSARY OF THE JOURNEY OF A. P. AND O. A. FEDCHENKO ALONG THE NORTHERN REGIONS OF PAMIRS (1871—1971)

В 1871 г. отважные исследователи Алексей Павлович Федченко и его жена Ольга Александровна Федченко совершили замечательное путешествие на Алай. Главной целью этого путешествия было всестороннее изучение природы Алая (т. е. района Алайского хребта) и местностей, лежащих к югу от него, т. е. Памира.

По ряду причин нашим путешественникам не удалось попасть на Памир, но и то, что они сделали, находясь в Алае, в частности в Алайской долине, составило крупнейший вклад в изучение географии этого края, а также северной окраины Памира и Памира вообще.

12 июля 1971 г. в г. Хороге состоялось торжественное заседание Ученого совета Памирского биологического института Академии наук Таджикской ССР, посвященное 100-летию исторического путешествия А. П. и О. А. Федченко к северной окраине Памира. На заседании присутствовали представители Областного комитета партии, Облисполкома, общественных организаций города Хорог, ученые Москвы, Ленинграда, Душанбе, воины-пограничники. На заседании с приветствиями выступили: секретарь Областного комитета партии, представители общественных организаций Горно-Бадахшанской Автономной области. С большим докладом выступил директор Памирского Биологического института Х. Ю. Юсуфбеков. Автор этих строк также приветствовал собрание от имени Всесоюзного Ботанического общества и вручил Х. Ю. Юсуфбекову фотокопию научного труда А. П. Федченко «Из Кокана, сведения о путешествии по Коканскому ханству[1] А. П. Федченко в 1871 г.», а также увеличенные портреты А. П. Федченко и О. А. Федченко для музея института.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, Ленинград.

(Получено 24 X 1971).

---

[1] В состав Коканского ханства в то время входили Алай, Каратегин и северная часть Памира.

Vol. LVII № 4

April, 1972

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY

OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Page

H. N. Gerassimova-Navashina. On the problem of developmental determination of the embryo structure in angiosperms. (1 textfigure, 4 plates) 441

A. G. Stephyrtza. Conifers, box and palm of miocene flora of Bursuk in Moldavia. (2 textfigures, 4 plates) 458

A. A. Titlyanova. On the chemical elementary composition of some *Artemisia* species 469

V. D. Fiodorov, T. I. Koltsova, K. A. Kokin and **T. V. Khlebovich.** Study of the White Sea phytoplancton mass forms' requirements for elements of mineral nutrition with the method of planned additions. (2 textfigures) 482

R. N. Schlyakov. On the higher taxa of liverworts (*Hepaticae* s. str.) 496

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 509

M. M. Tyurina. Complex characteristics of the water-holding capacity of plant tissues. (3 textfigures). (509)

NEW TAXA 522

S. Yu. Lipschitz. Seven new species of the genus *Saussurea* DC. (7 plates). (522).

REPORTS 533

E. D. Miroshnichenko, T. V. Pavlova and **V. M. Ponyatovskaya.** Decomposition of vegetative mass in dry meadows of Leningrad district (Karelian isthmus I.). (1 textfigure). (533). — **T. G. Larina** and **N. I. Rubtsov.** On the *Paliurus*-communities of Crimea. (541). — **N. S. Khandzhyan.** Chromosome numbers of some species of *Tripleurospermum* Sch. Bip. (*Asteraceae*). (1 textfigure). (546). — **L. I. Dzhaparidze.** Effect of latitude zonality on the age distribution and properties of leaves in *Rhododendron caucasicum* Pall. (550). — **P. G. Zhukova** and **V. V. Petrovsky.** Chromosome numbers of some flowering plants of the Wrangel Island. II. (1 textfigure). (554). — **L. R. Petrova** and **T. S. Nikolaevskaya.** Some peculiarities of morphological and anatomical structure of inflorescence of *Dactylis glomerata* L. (4 textfigures and 3 plates). (563). — **I. S. Mikhailovskaya** and **D. H. Yukhananov.** On the root anatomy of some species of *Acanthophyllum* C. A. Mey. and *Allochrusa* Bunge. (7 textfigures). (571). — **Sh. I. Kogan, Kh. S. Sadykov** and **Z. V. Dubaeva.** First data on the algoflora of water-bodies in Karabogaz-gol vicinities and South Ustyurt (North-West Turkmenia). (579). — **T. I. Nechaeva.** On some species rare or new for the flora of Soviest Far East. (586). — **V. V. Tveretinova.** On *Festuca tenuifolia* Sibth.—a plant rare for the flora of the U. S. S. R. (3 textfigures). (589).

SURVEY OF LITERATURE 595

G. A. Komar. On the nature of inferior ovary. (1 textfigure). (595).

REVIEWS 605

D. V. Lebedev. *L. B. Moore* and *E. Edgar*. Flora of New Zealand. Vol. 2. Monocotyledons except Gramineae. (605).

CHRONICLE 607

I. A. Gubanov and **M. G. Vakhrameeva.** The higher schools conference on teaching geobotanical disciplins (january 29—30, 1971, Moscow). (607). — **I. T. Vasilchenko.** To the 100th anniversary of the journey of A. P. and O. A. Fedchenko along the northern regions of Pamirs. (1871—1971). (613).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Е. Н. Герасимова-Навашина. Некоторые данные об обусловленности строения зародышей покрытосеменных растений. (С 1 рис. и 4 табл. рис.) 441

А. Г. Штефырца. Хвойные, самшит и пальма миоценовой флоры Бурсука в Молдавии. (С 2 рис. и 4 табл. рис.) 458

А. А. Титлянова. О химическом элементарном составе некоторых видов *Artemisia* 469

В. Д. Федоров, Т. И. Кольцова, К. А. Кокин и Т. В. Хлебович. Изучение потребности массовых форм фитопланктона Белого моря в элементах минерального питания методом планируемых добавок. (С 2 рис.) 482

Р. Н. Шляков. О высших таксонах печеночников — класса *Hepaticae* s. str. 496

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 509

М. М. Тюрина. Комплексная характеристика водоудерживающей способности растительных тканей. (С 3 рис.). (509).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 522

С. Ю. Липшиц. Семь новых видов рода *Saussurea* DC. (С 7 табл. рис.). (522).

СООБЩЕНИЯ 533

Е. Д. Мирошниченко, Т. В. Павлова и В. М. Понятовская. Разложение растительной массы на суходольных лугах Ленинградской области (Карельский перешеек). I. (С 1 рис.). (533). — **Т. Г. Ларина и Н. И. Рубцов.** О палиурусниках Крыма. (541). — **Н. С. Ханджян.** Хромосомные числа некоторых видов *Tripleurospermum* Sch. Bip. (*Asteraceae*). (С 1 рис.). (546). — **Л. И. Джапаридзе.** Влияние высотной зональности на возрастной состав и свойства листьев кавказского рододендрона *Rhododendron caucasicum* Pall. (550). — **П. Г. Жукова и В. В. Петровский.** Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля. II. (С 1 рис.). (554). — **Л. Р. Петрова и Т. С. Николаевская.** Некоторые особенности морфологического и анатомического строения соцветия *Dactylis glomerata* L. (С 4 рис. и 3 табл. рис.). (563). — **И. С. Михайловская и Д. Х. Юханов.** К анатомии корня некоторых видов *Acanthophyllum* С. А. Mey. и *Allochrusa* Bunge. (С 7 рис.). (571). — **Ш. И. Коган, Х. С. Садыков и З. В. Дубаева.** Первые сведения об альгофлоре водоемов Прикарабогазья и Южного Устюрта (северо-западная Туркмения). (579). — **Т. И. Нечаева.** О некоторых редких и новых видах для флоры советского Дальнего Востока. (586). — **В. В. Тверетинова.** О редком для флоры СССР растении *Festuca tenuifolia* Sibth. (С 3 рис.). (589).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 595

Г. А. Комар. О природе нижней завязи. (С 1 рис.). (595).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 605

Д. В. Лебедев. *Л. Б. Мур* и *Е. Эдгар.* Флора Новой Зеландии. Том 2. Однодольные за исключением злаков. (605).

ХРОНИКА 607

И. А. Губанов и М. Г. Вахрамеева. Межвузовское совещание по вопросам преподавания геоботанических дисциплин (29 — 30 января 1971 г., Москва). (607). — **П. Т. Васильченко.** К 100-летию путешествия А. П. и О. А. Федченко к северной окраине Памира (1871—1971). (613).

В СВЯЗИ С ИСПОЛНЯЮЩИМСЯ 100-ЛЕТИЕМ (1872—1972) СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ БОРИСА АЛЕКСЕЕВИЧА ФЕДЧЕНКО ВБО ПРЕДПОЛАГАЕТ ОПУБЛИКОВАТЬ СБОРНИК, ПОСВЯЩЕННЫЙ ПАМЯТИ Б. А. ФЕДЧЕНКО И СОДЕРЖАЩИЙ РАБОТЫ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО ПРОФИЛЯ.

РУКОПИСИ СЛЕДУЕТ ПОСЫЛАТЬ ПО АДРЕСУ: ЛЕНИНГРАД, П-22, УЛ. ПРОФ. ПОПОВА, ДОМ, 2, БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН СССР, И. Т. ВАСИЛЬЧЕНКО, ДО 1 ЯНВАРЯ 1973 г. ОБЪЕМ СТАТЕЙ НЕ ДОЛЖЕН ПРЕВЫШАТЬ 1—1.5 ПЕЧ. Л. РУКОПИСИ НАДО ПРЕДСТАВЛЯТЬ В ТРЕХ ЭКЗЕМПЛЯРАХ, В ГОТОВОМ К ПЕЧАТИ ВИДЕ, СО ВСЕМИ ПРИЛОЖЕНИЯМИ (РИСУНКИ, ФОТОГРАФИИ, КАРТЫ И ПР.) И ПОДПИСЯМИ К НИМ. РАБОТЫ НЕОБХОДИМО ПРИСЫЛАТЬ С РЕФЕРАТОМ И КРАТКИМ РЕЗЮМЕ. ПРОСИМ СОБЛЮДАТЬ ПРАВИЛА СОКРАЩЕНИЙ АВТОРОВ ТАКСОНОВ И ЛИТЕРАТУРЫ (СМ. НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ, Т. 7, 1970).

ПРОСИМ ОПОВЕСТИТЬ О ПУБЛИКАЦИИ СБОРНИКА ИЗВЕСТНЫХ ВАМ ФЛОРИСТОВ.

Адрес Редакции Ботанического журнала: 199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. В. Лихарева*, *В. А. Пузиков* и *Т. Г. Эдельман*

Сдано в набор 13/I 1972 г. Подписано к печати 7/IV 1972 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Печ. л. 11+4 вкл. (¹/₂ печ. л.)=16,10 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 18.06 Тип. зак. 825.
М-09674. Тираж 2591.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12



Таблица I

1 — *Thuja* cf. *occidentalis* L., отпечаток веточки, покрытой фитолеймой, обр. 319, натур. вел.; *2* — *Pinus taedaeformis* (Ung.) Heer, отпечаток пучка хвой, покрытый фитолеймой, обр. 292, натур. вел. *3, 4* — *Sequoia langsdorfii* (Brongn.) Heer, отпечаток побега, местами покрытый фитолеймой; *3* — обр 294, натур. вел.; *4* — его деталь, увел. 2; *5, 6* — *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, отпечаток побега покрытый фитолеймой; *5* — обр. 295, натур. вел.; *6* — он же, увел. 2; *7* — *Chamaerops humilis* L var. *fossilis* Kolak., отпечаток средней части пластинки, местами с участками фитолеймы, обр. 329 нат. вел.; *8* — *Thuja* cf. *occidentalis* L., участок веточки, обр. 319, увел. 2.

К стр. 460

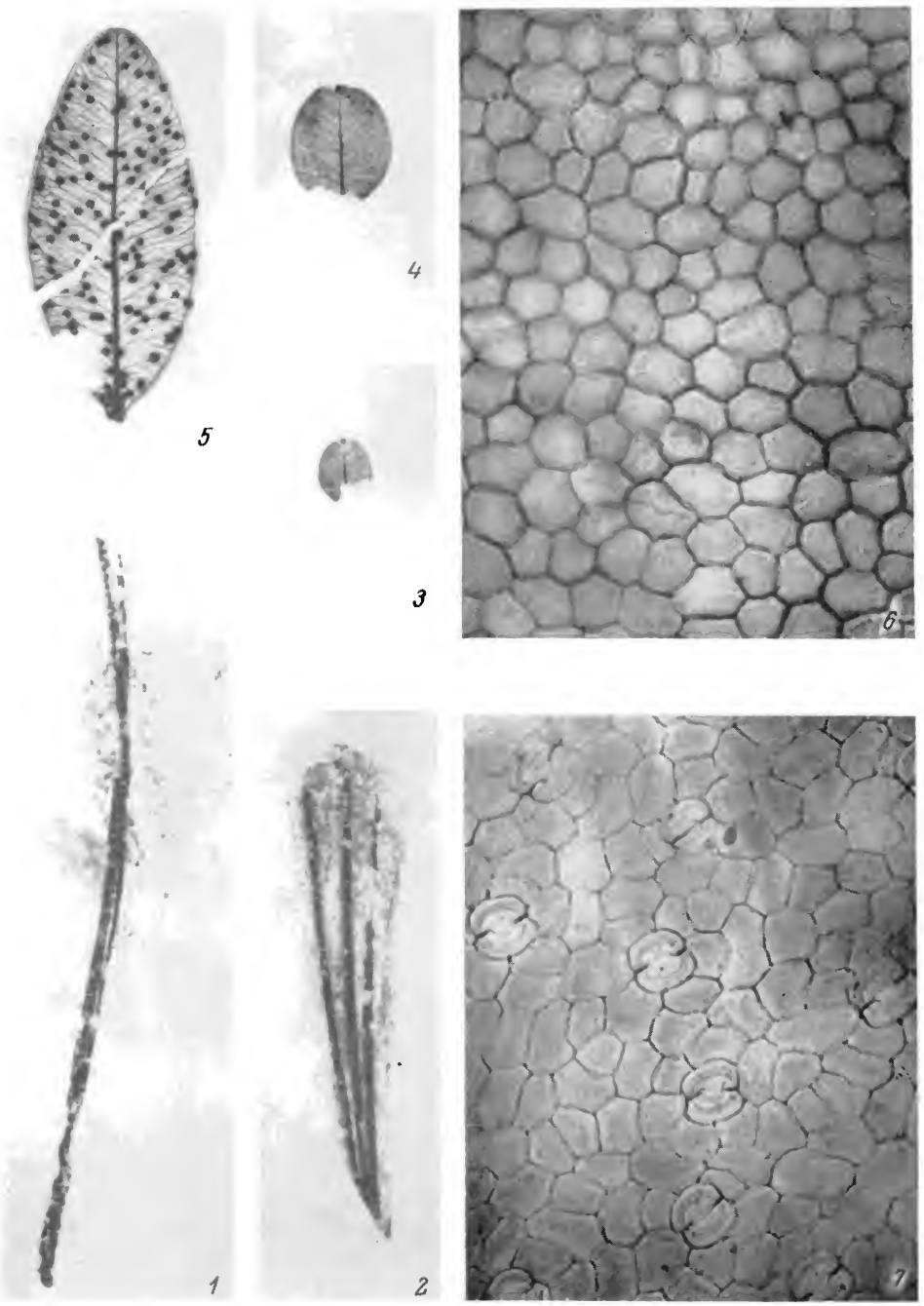


Таблица II

1, *2* — *Pinus taedaeformis* (Ung.) Heer, отпечатки пучков хвой, покрытые большей частью фитолеймой; *1* — обр. 291, натур. вел.; *2* — обр. 293, натур. вел.; *3*—*7* — *Buxus protojaponica* Tanai et Onoe, фитолеймы; *3* — обр. 327, натур. вел.; *4* — он же, увел. 3; *5* — обр. 326, увел. 3; *6* — верхняя эпидерма, увел. 240; *7* — нижняя эпидерма, увел. 240.

К стр. 460

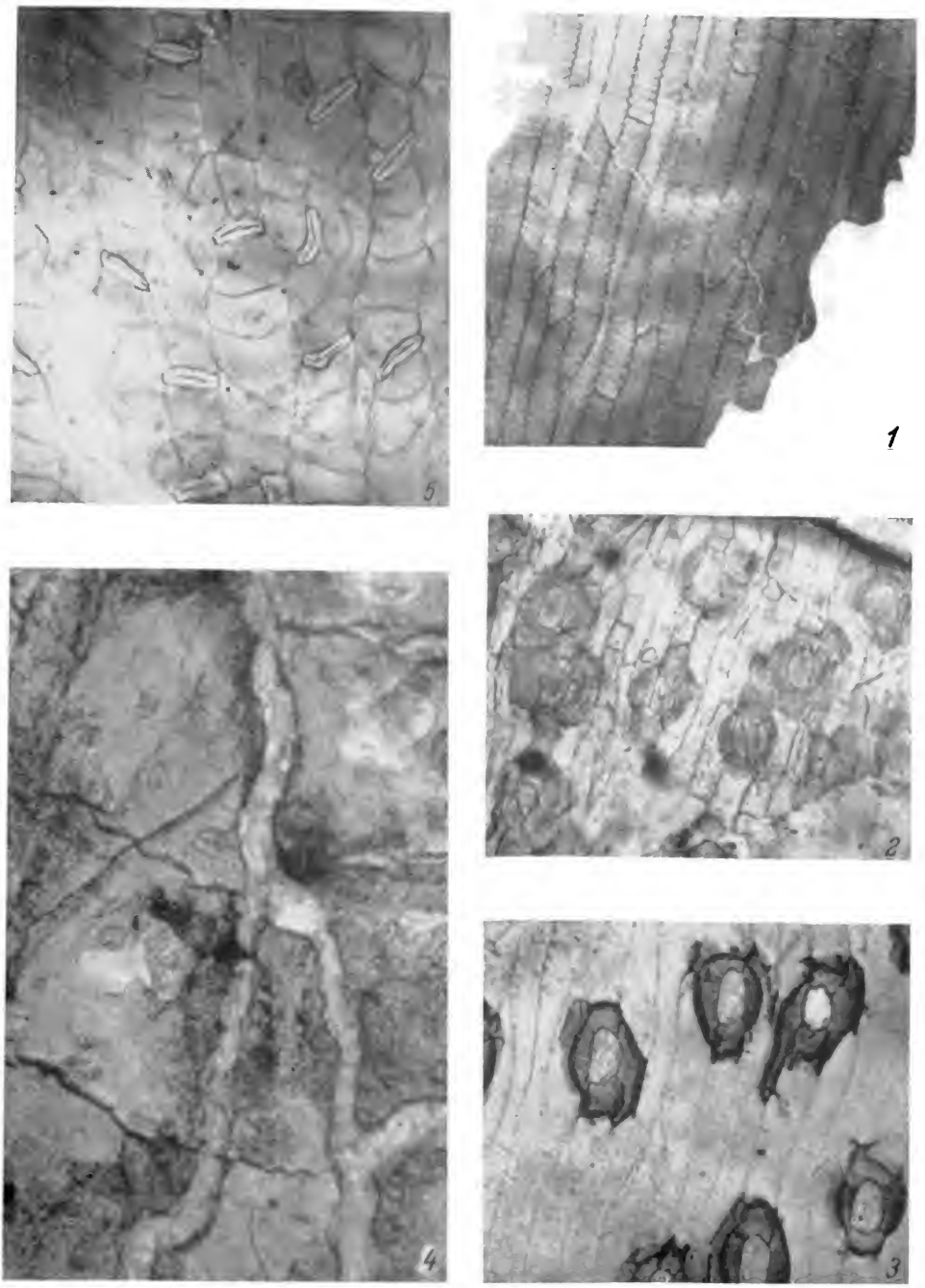
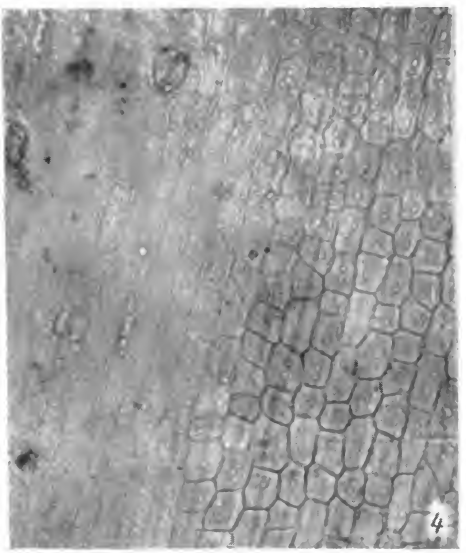


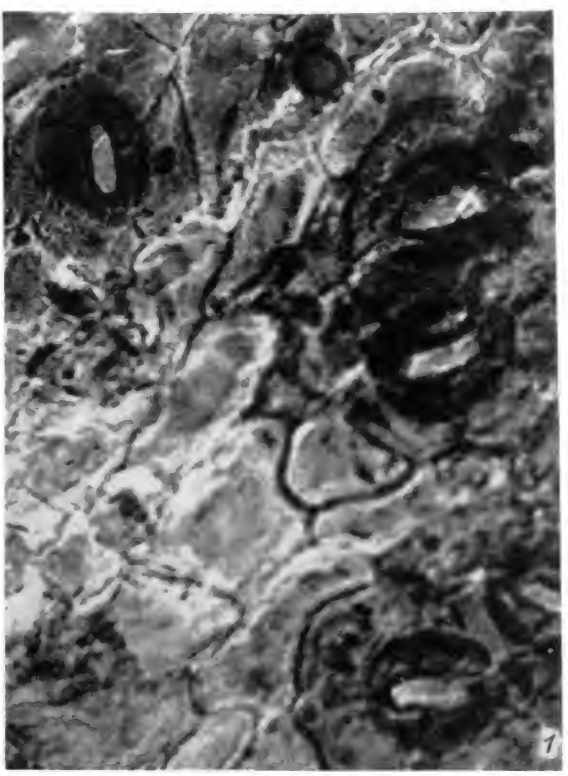
Таблица III

1 — *Pinus taedaeformis* (Ung.) Heer, клетки эпидермы листа, увел. 240; *2* — *Sequoia langsdorfii* (Brong.) Heer, нижняя эпидерма, увел. 240; *3* — *S. sempervirens* (Lamb.)Endl., нижняя эпидерма, увел. 240; *4* — *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, нижняя эпидерма, увел. 240; *5* — *T. mucronatum* Tenore, нижняя эпидерма, увел. 240.

К стр. 462







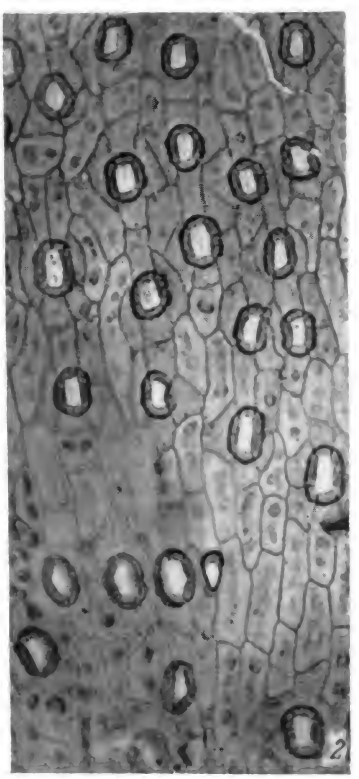


Таблица IV

1 — *Thuja* cf. *occidentalis* L., эпидерма листа, увел. 450; *2* — *T. occidentalis* L., эпидерма листа, увел. 240; *3* — *Chamaerops humilis* L. var. *fossilis* Kolak., эпидерма листа, увел. 240; *4* — *Ch. humilis* L., эпидерма листа, увел. 240.

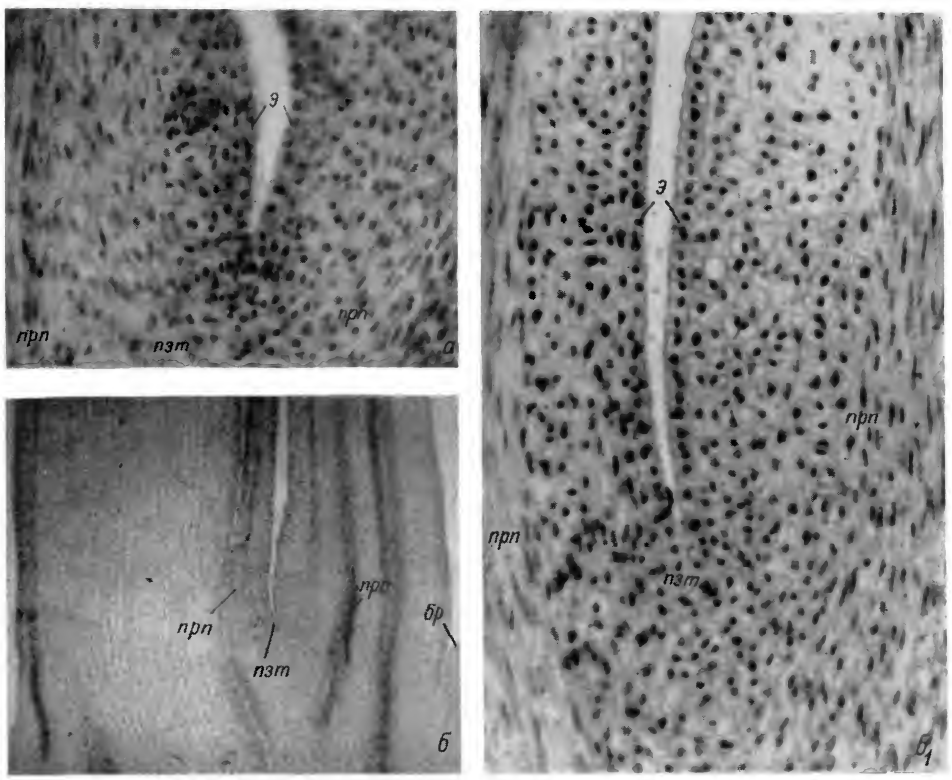


Таблица I

Продольный срез через пазушную ткань осей I и II порядков соцветия ежи сборной. *а* — на ранних фазах его развития; *пзт* — пазушная ткань; *э* — эпидермис; *прп* — проводящий пучок; *б* — в фазе начала трубкования; *пзт* — пазушная ткань; *э* — эпидермис; *бр* — брактея.

К стр. 568

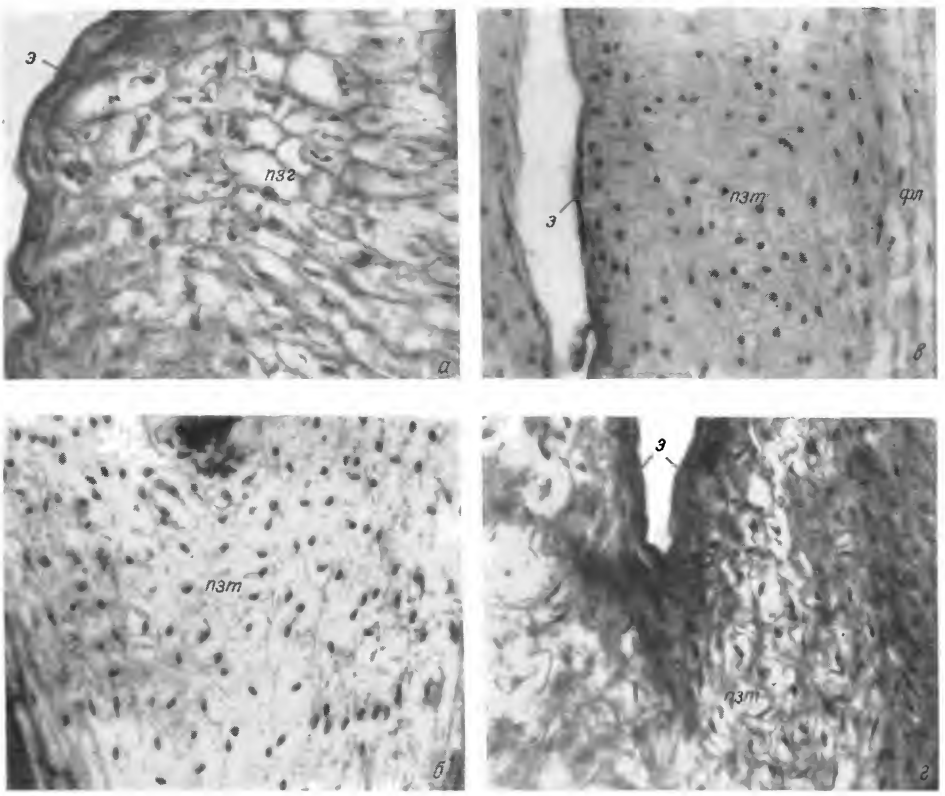


Таблица II

Продольный срез через пазушную ткань оси II порядка соцветия ежи сборной. *а*, *б* — в фазе начала выметывания (сжатая метелка); *в*, *г* — в фазе выметывания (полураскидистая метелка); *пзт* — пазушная ткань; *э* — эпидермис; *фл* — флоэма.

К стр. 568

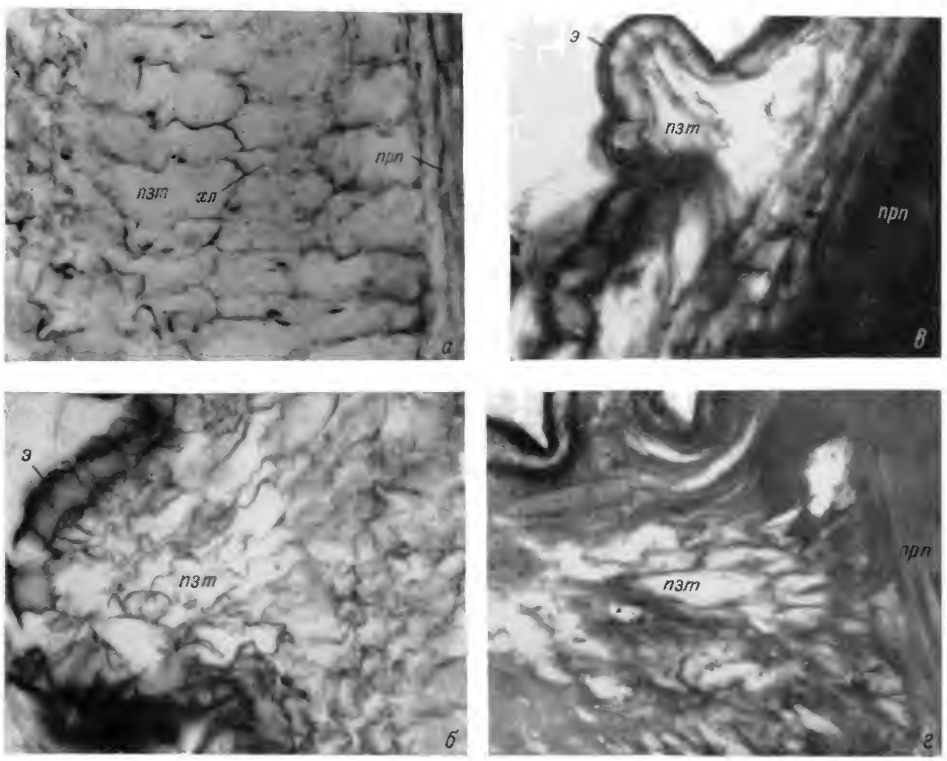


Таблица III

Продольный срез через пазушную ткань оси II порядка соцветия ежи сборной в фазе цветения (раскидистая метелка) (*а*, *б*) и в фазе созревания зерновок (сжатая метелка) (*в*, *г*).

пзт — пазушная ткань; *э* — эпидермис; *хл* — хлоропласты; *прп* — проводящий пучок.

1 р. 50 к.

Индекс
70056

10 МАЙ 1972